

El reino de los hongos

TEÓFILO HERRERA
MIGUEL ULLOA

Micología básica y aplicada

Instituto de Biología
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FONDO DE CULTURA ECONÓMICA

Teófilo Herrera y Miguel Ulloa

Con la colaboración inicial de
Manuel Ruiz Oronoz

EL REINO *de los* HONGOS

Micología básica y aplicada



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO



FONDO DE CULTURA
ECONÓMICA

MÉXICO

Primera edición, 1990

ISBN 968-16-3051-3

Impreso en México

A mis maestros de micología, en particular al doctor Manuel Ruiz Oronoz; a mis alumnos, de quienes también he aprendido, y en general a los lectores de este libro, a los que fue dedicado desde el principio.

T.H.

A Enrique Sotelo lnclán, con el afecto, gratitud y admiración que siento hacia él por sus enseñanzas, espiritu indomable y filosofía de la vida. Gracias por ser mi padre.

M.U.

Contenido

Hongos Simbióticos

MICOLOGÍA APLICADA

Presentación

No es muy frecuente en nuestro medio académico universitario, y tampoco en la editorial, que se elaboren obras como la presente. *El reino de los hongos* constituye, en mi opinión, un ejemplo único en lo que se refiere a la edición de libros científicos en México, y ello se debe a dos razones principales.

La primera descansa en la calidad académica de los autores, manifiesta en forma muy clara en la concepción y contenido del libro. Su título mismo expresa lo visión moderna de un campo de la biología que con frecuencia sólo marginalmente llamaba la atención de los botánicos. Al darle la biología moderna un lugar propio, lo micología ha adquirido una relevancia que se refleja con toda justicia en este libro. Ambos autores son destacados investigadores del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, reconocidos ampliamente en su disciplina, y profesores por muchos años en la Facultad de Ciencias. La calidad científica del libro no se limita a la claridad del texto y al cuidado que se ha puesto en cubrir de la forma más completa este complejo campo de la botánica, usándose siempre ejemplos originales y pertinentes a nuestro país. También radica, y por ello esta obra adquiere características únicas, en el cuerpo de ilustraciones que se integran indisolublemente con el texto. El hecho de que todas las ilustraciones sean originales y de la más alta calidad científica y técnica muestra no solamente la sensibilidad artística de los autores, sino particularmente su conocimiento íntimo de la micología.

Por otro lado, es innegable que un trabajo difícilmente llega a dar frutos de la calidad del presente libro si no se cuenta con una asistencia editorial esmerada y experta. Lo anterior fue posible gracias al concurso de Redacta, cuyo personal se dedicó, durante varios meses, y en forma por demás paciente y generosa, a la concepción gráfica y editorial del libro. Estoy seguro de que no se hubiesen logrado los resultados que el lector tiene a la vista sin su valiosa Intervención.

Al apreciar los resultados obtenidos, me siento orgulloso por el alto nivel de las obras que es posible elaborar en el Instituto de Biología, y satisfecho de haber tomado la decisión de producir un libro de esta magnitud en coedición comercial. Nuestra intención ha sido canalizar el gran potencial que existe en el personal académico del Instituto para la lectura de libros de texto o de consulta originales y de elevados méritos académicos y editoriales. Estoy convencido de que esta obra tendrá el buen éxito que merece y el adicional atributo de estimular y propiciar una larga serie de obras de tipo académico, escritas por investígadores mexicanos, para colmar las necesidades de los estudiantes y los profesionales de México y otros países de habla hispana.

José Sarukhán Kermez

Prólogo

El principal propósito que nos guió para elaborar este libro fue facilitar el trabajo a los estudiantes de micología y a los que cursan materias relacionadas con esta ciencia en las instituciones de enseñanza media y superior, tanto de México como de otros países de habla española, en donde es escasa la elaboración original de libros didácticos con orientación científica, aunque con frecuencia se disponga de libros traducidos de otros Idiomas, en particular del inglés, el francés y el alemán, pero con el inconveniente de que, en ocasiones, tergiversan el sentido de las obras originales, excluyendo de esta alusión las pocas traducciones que merecen el calificativo de excelentes e impecables.

Por tratarse de un libro de micología básica y aplicada, redactado en México (al parecer el primero que reúne temas fundamentales de ambas áreas), se ha procurado que los ejemplos citados en esta obra sean de este país; no obstante con frecuencia se describen o se mencionan especies de hongos que hasta ahora no han sido encontradas en México, pero que son de interés general por diversos motivos.

En el plan de la obra no se ha seguido ningún programa oficial, sino el criterio de tratar los capítulos que se consideraron más importantes en el campo de la micología, aunque sin pretender abarcar todos los posibles aspectos de esta amplia rama de las ciencias biológicas, tradicionalmente incluida en el reino vegetal y que, en la actualidad, por lo general se estudia como un reino aparte: *El reino de los hongos*, motivo por el cual el presente libro lleva este título, mismo que al parecer es empleado por primera vez en un texto sobre esta materia, al menos en lengua española.

Este libro tiene una orientación fundamentalmente descriptiva, morfológica y taxonómica, complementada con los aspectos sobresalientes en fisiología de la reproducción y los ciclos biológicos de cada grupo o especie, además de datos aislados sobre la importancia de los hongos en la ciencia aplicada. Como el interés de los alumnos es notorio cuando se aborda el estudio de la micología en este campo, se decidió dividir el libro en dos grandes partes, aunque ambas pueden superponerse en varios aspectos: la primera trata lo referente a la micología básica, y la segunda sintetiza varios temas de la micología aplicada, en la cual no solo se incluyen aspectos de importancia médica, agrícola, forestal y económica, sino también los de interés social, que ahora se estudian en una rama especial de la ciencia, la etnomicología, la cual representa el eslabón entre la micología y la etnología, que a su vez es uno de los aspectos más importantes de la antropología. Se espera que una combinación de esta diversidad de enfoques le dé al libro equilibrio entre los aspectos básicos y aplicados de la micología, así como entre los lineamientos tradicionales y los modernos. Aunque se trata de ofrecer datos precisos de acuerdo con las referencias más recientes sobre micología, la intención principal de este libro es seguir una tendencia didáctica que facilite al lector la comprensión de los temas abordados, por lo que se incluyen numerosas ilustraciones, tanto fotográficas como esquemáticas, que se ha procurado efectuar con sentido artístico (703 figuras arregladas en 92 láminas en color y una en blanco y negro); se espera que así haya una atracción inmediata por parte de los usuarios de la presente obra como estímulo para abordar su lectura.

Todos los dibujos son originales hechos para este libro por uno de los autores (M.U.), y la mayor parte de las fotografías fueron obtenidas por ambos.

El doctor Manuel Ruiz Oronoz Inició la redacción de algunos temas de Ia primera parte del libro (Introducción y subdivisiones Phycomycotina y Ascomycotina), pero debido a su lamentable fallecimiento, ocurrido en 1978, los autores, por invitación del mismo iniciador de la obra, continuaron el trabajo modificando y ampliando notoriamente los temas mencionados debido a los cambios y novedades que continuamente hay en micología; además redactaron todos los capítulos necesarios para concluir el libro, en sus dos partes, en la forma que finalmente se presenta. No obstante, los errores u omisiones que tenga esta obra no pueden ser atribuidos al doctor Ruiz Oronoz; son de la exclusiva responsabilidad de quienes firman esta obra.

La primera parte (Micología básica), elaborada por Teófilo Herrera y Miguel Ulloa, con la participación Inicial de Manuel Ruiz Oronoz, comprende 11 capítulos, que tratan generalidades acerca de la posición taxonómica del reino Fungi; distribución, hábitat, importancia

y generalidades de morfología y reproducción de los hongos; clasificación de los géneros incluidos, y un tratamiento taxonómico de las tres divisiones del reino (Myxomycota, Eumycota y Lichenes), intercalando ciclos de vida de varias especies representativas de los principales grupos taxonómicos. Al final se incluye un breve capítulo sobre micorrizas.

La segunda parte (Micología aplicada), realizada por Miguel Ulloa y Teófilo Herrera, trata de manera condensada, en seis capítulos, diversos aspectos de los hongos patógenos de plantas, de animales y del hombre; los hongos tóxicos (micotoxinas, micotoxicosis y micetismos); los comestibles y su cultivo, y los de importancia etnológica e Industrial. Al final se incluye un índice-glosario, en el cual más de 500 términos son definidos y explicados etimológicamente, y una bibliografía seleccionada para cada uno de los 17 capítulos.

Expresamos nuestra gratitud al doctor José Sarukhán Kermez por las facilidades, el interés y el apoyo brindados durante el tiempo que requirió la ejecución del libro, Incluyendo la concesión del año sabático a T. Herrera (en 1979) y a M. Ulloa (en 1982); al personal de Redacta, por su eficiente labor de composición, formación y cuidado de la edición; a todos los colegas que nos permitieron utilizar sus fotografías para ilustrar diversos capítulos, y cuyos créditos se mencionan al final de esta obra; a la bióloga Laura Estrada Cuéllar, por su eficiente trabajo de mecanografía del texto, y a la maestra en ciencias Elvira Aguirre Acosta por su ayuda para cotejar el contenido de la obra en sus correspondientes capítulos.

LOS AUTORES

MICOLOGÍA BÁSICA

Capítulo 1

El Reino de los Hongos o Reino Fungi
Reino Myceteae

POSICIÓN TAXONÓMICA Y CARACTERÍSTICAS FUNDAMENTALES

Desde el tiempo de Aristóteles (siglo IV a.C.) hasta mediados del siglo XIX, los organismos conocidos colectivamente con el nombre de hongos habían sido clasificados dentro del reino vegetal (reino Plantae), ya que para la mayoría de los biólogos era suficiente dividir a los seres vivos en solo dos reinos, el de las plantas y el de los animales, y les era obvio que los hongos se parecían más a las plantas por el aspecto general de sus fructificaciones, su relativa inmovilidad y la producción de esporas, al menos en el caso de los hongos macroscópicos que eran los mejor conocidos antes de que se inventara el microscopio. Sin embargo, a mediados del siglo XIX, Haeckel propus un tercer reino, el Protista, para separar en él a la mayor parte de los organismos unicelulares primitivos (organismos ambiguos que no encajaban claramente ni en las plantas ni en los animales), entre ellos los protozoarios y varios grupos de algas y hongos denominados comunmente algas y hongos inferiores. Haeckel también distinguió un grupo especial dentro de Protista, que denominó Monera, para incorporar a las bacterias.

En 1956 Copeland hizo una reclasificación de todos los microorganismos, separó en el reino Monera a las bacterias y cianofíceas o cianobacterias (que son procariontes), y propuso el reino Protoctista en el que incluyó, con la denominación de protoctistas, a los microorganismos eucariontes, abarcando las algas y los hongos en su totalidad, incluso las formas superiores que aunque en su mayor parte son pluricelulares no han alcanzado un alto grado de diferenciación en tejidos y en división del trabajo entre estos y los órganos que constituyen, pese a su estructura puede llegar a ser relativamente compleja.

El uso del término protoctista fue introducido por Hogg en 1861 para designar a "todas las criaturas inferiores o seres orgánicos primarios, tanto Protophyta…que tienen más la naturaleza de plantas, como Protozoa…que tienen más bien la naturaleza de animales". Copeland acomodó en el reino Protoctista tanto a ciertos organismos multicelulares como a los unicelulares con los que tienen semejanza; por ejemplo, a las algas feofíceas gigantes (como *Laminaria* y *Macrocystis*) y a las feofíceas microscópicas del género *Nephroselmis*, que supuestamente son sus ancestros, así como también a las algas rodofíceas macroscópicas, como *Polysiphonia*, de estructura y ciclo viológico complejos, y *Batrachospermum*, de estructura y ciclo biológico más sencillos, y también a las rodofíceas microscópicas del género *Porphyridium*. Por lo anterior, el término protoctista fue referido en lugar de protista, ya que este siempre había sido utilizado para definir organismos unicelulares.

En años posteriores, y debido al conocimiento logrado por medio de nuevas técnicas bioquímicas y de microscopía electrónica, que revelaron las afinidades y diferencias fundamentales de los organismos a nivel subcelular, se propusieron nuevos sistemas de reinos. De ellos, un sistema de cinco reinos, primeramente propuesto por Whittaker en 1959, y que se fundamenta en el nivel de organización celular y en el tipo de nutrición de los organismos, sirvió de base para el sistema sostenido por Margulis y Schwartz en su libro *Five Kingdoms - An fllustrated Cuide to the Phyla of life on Earth*, publicado en 1982. Estas biólogas clasifican a todos los seres vivos conocidos, basándose en las diferencias entre procariontes y eucariontes (tabla 1), en dos superreinos: 1] Prokaryonta, cuyos representantes son organismos procariónticos, y que comprende sólo el reino Monera (bacterias y cianobacterias). 2] Eukaryonta, que comprende a los seres eucariónticos, en el cual se incluyen cuatro reinos: *a)* Protoctista (algas, protozoarios, mohos mucilaginosos, hongos acuáticos y anfibios con formas flageladas, y muchos otros organismos acuáticos parásicos); *b)* Fungi (mohos, setas y otros hongos macroscópicos, y líquenes); *c)* Animalia (animales metazoarios con o sin columna vertebral), y *d)* Plantae (musgos, helechos, plantas con conos y plantas con flores).

Los últimos cuatro reinos están bien definidos en cuanto a sus representantes de organización más compleja (probablemente los más evolucionados), pero en los niveles más sencillos de organización (que con frecuencia se interpretan como grados inferiores de evolución) se presentan numerosas interrelaciones filogenéticas, con superposiciones entre ellos. A su

TABLA 1. *Principales diferencias entre organismos procariontes (Monera) y eucariontes (Protoctista, Fungi, Animalia y Plantae)**

Procariontes	*Eucariontes*
La mayoría con células pequeñas (1-10µm). Todos son microorganismos	La mayoría con células grandes (10-100µm). Algunos son microorganismos; la mayoría son microorganismos más grandes.
Sin núcleo verdadero (no existe envoltura nuclear); ADN en forma de nucleoide, sin constituir cromosomas.	Con núcleo verdadero (hay envoltura nuclear) que contiene cromosomas constituidos de ADN, ARN y proteínas.
División celular directa, principalmente por fisión binaria. Sin centriolos, huso acromático y microtúbulos.	División celular por varias modalidades de mitosis; con husos acromáticos, o por lo menos con microtúbulos arreglados de alguna manera.
Mecanismos sexuales raros; cuando ocurre alguno de estos, el material genético es transferido de una célula donante a otra receptiva.	Mecanismos sexuales comunes; la participación de los miembros masculino y femenino es equitativa en la fertilización. Existe una alternancia de formas diploides y haploides por medio de fertilización y meiosis.
Formas multicelulares raras. Sin desarrollo de tejidos.	Organismos multicelulares que presentan un desarrollo extensivo de tejidos.
Muchos son anaerobios estrictos (mueren en presencia de oxígeno); también hay formas anaerobias facultativas, microaerofílicas y aerobias.	Casi todos son aerobios (necesitan oxígeno para vivir); existen excepciones, pero son claras modificaciones secundarias.
Presenta una enorme variación en los sistemas metabólicos.	Comparten el mismo sistema básico de metabolismo (glucólisis, ciclo de Krebs y cadena de citocromos).
Sin mitocondrias; las enzimas para la oxidación de moléculas orgánicas están ligadas a las membranas celulares (es decir, no contenidas en compartimientos separados).	Con mitocondrias que contienen enzimas para la oxidación de ácidos orgánicos con tres carbonos (ciclo de Krebs).
Flagelos bacterianos simples, compuestos de una proteína, la flagelina; sin la organización 9 + 2 de microtúbulos.	Flagelos más complejos (también llamados undulipodios), compuestos de más de 40 proteínas; con la organización 9 + 2 de microtúbulos.
En especies fotosintéticas, las enzimas para la fotosíntesis se encuentran constituyendo cromatóforos ligados a la membrana celular (no hay plástidos). Se presentan varios patrones de fotosíntesis anaeróbica y aeróbica, incluyendo la formación de productos finales, como azufre, sulfato y oxígeno.	En especies fotosintéticas, las enzimas para la fotosíntesis están contenidas en plástidos, envueltos por membranas. Todas las especies fotosintéticas presentan un tipo de fotosíntesis que produce oxígeno.

* Tomada de Margulis y Schwartz. *Five Kingdoms*. W.H. Freeman, San Francisco, 1983

vez se supone que los organismos clasificados en el reino Protoctista derivaron de miembros del reino Monera que adquirieron un grado de organización celular más complejo, mediante la diferenciación de orgánulos celulares y la formación de envoltura nuclear.

Como los hongos constituyen un grupo heterogéneo cuyos representantes no siempre muestran claras relaciones filogenéticas, cabe la posibilidad de distribuirlos en diversas categorías taxonómicas de rango superior y aun en reinos diferentes. Así, Margulis y Schwartz separan en el reino Protoctista a los hongos ficomicetes inferiores, que comprenden las formas acuáticas y flageladas (Chytridiomycetes, Hyphochytridiomycetes y Oomycetes), los mixomicota (Protosteliomycetes, Acrasiomycetes, Myxomycetes y Plasmodiophoromycetes) y los Labyrinthulales (redes viscosas), y dejan en el reino Fungi sólo a los hongos pluricelulares carentes de células flageladas, que son los llamados hongos superiores, en su mayoría terrestres (cigomicetes, tricomicetes, deuteromicetes, ascomicetes, basidiomicetes y líquenes).

Por otro lado, los mixomicota, que incluyen los mixomicetes y otros hongos mucilaginosos que carecen de pared celular, móviles y fagotróficos en sus fases vegetativas o tróficas, han sido también clasificados por los zoólogos en el reino animal (Animalia), con la denominación de micetozoarios, dentro del orden Mycetozoa de la clase Sarcodina (actualmente incluida en el fílum Sarcomastigophora del subreino Protozoa), o bien podrían ser clasificados en un fílum propio, ya sea en el reino Protoctista o en el reino animal. Los mixomicota también han sido estudiados tradicionalmente por los micólogos, quienes los han

clasificado en la división Myxomycota dentro del reino Fungi.

Alexopoulos y Mims, en su *Introductory Mycology*, presentan un esquema de clasificación de los hongos con una secuencia lógica muy acertada, en el que consideran tres divisiones en el reino Myceteae (Fungi) del superreino Eukaryonta: *a)* Gymnomycota (que corresponde a la división tratada en el presente libro como Myxomycota); *b)* Mastigomycota (Eumycota que producen células flageladas durante su ciclo biológico), y *c)* Amastigomycota (Eumycota que no producen células flageladas en ninguna etapa de su desarrollo).

Lo anterior indica que es difícil la delimitación del reino Fungi y que las fronteras entre los cinco reinos mencionados son imprecisas. No obstante, y pese a que no siempre puede demostrarse una estrecha relación filogenética entre todos los tipos de organismos conocidos como hongos, es claro que estos difieren de los animales y de las plantas en ciclo de vida, modo de nutrición, pautas de desarrollo y muchas otras características, lo cual ha hecho que muchos micólogos consideren a los hongos como un grupo aparte y justifiquen su ascenso a la categoría de reino.

Cabe señalar que tanto los autores del presente libro, como Alexopoulos y otros, no excluyen los ficomicetes inferiores y los mixomicotas del reino Fungi, como lo hacen Margulis y Schwartz, tomando en cuenta tanto la conveniencia didáctica y la tradición de mantenerlos unidos taxonómicamente, como el hecho de que todos los organismos agrupados en este reino comparten, en forma parcial o total, las siguientes características:

1. Nivel de organización unicelular, pluricelular o dimórfico. En este último caso, una misma especie puede presentarse con un cuerpo vegetativo unicelular o pluricelular, según las fases de su ciclo biológico y las condiciones del medio en que se desarrolla. De cualquier manera, el cuerpo vegetativo o **soma**, que recibe el nombre de talo, nunca presenta vasos conductores de savia, ni está diferenciado en raíz, tallo u hojas como en las plantas vasculares.

2. Aunque el talo puede ser unicelular o plasmodial, en la mayoría de los casos es filamentoso y, entonces, se dice que es micelial, por estar constituido por un conjunto de filamentos, denominados hifas, que recibe el nombre de micelio.

3. Talos con paredes celulares bien definidas. No obstante, los mixomicotas sólo presentan paredes celulares en las esporas o elementos de propagación, pues son desnudos en sus fases vegetativas; considerando esta última característica, algunos autores los clasifican en la división Gymnomycota.

4. Las paredes celulares están constituidas principalmente por quitina, en combinación con diversos polisacáridos (por ejemplo, hemicelulosas y pequeñas cantidades de lípidos) que pueden ser diferentes, según los grupos taxonómicos de los hongos. No obstante, en algunos grupos puede no estar presente la quitina y, en cambio, o además de esta, están presentes polisacáridos como celulosa (sólo en los Oomycetes, clase de los ficomicetes en los que es la sustancia predominante), quitosana, β-glucana, manana, glicógeno, galactana y polímeros de galactosamina.

5. Las paredes celulares, según estudios de microscopía electrónica, son estratificadas: están generalmente constituidas por dos o varias láminas de microfibrillas dispuestas en una materia amorfa, quedando la lámina interna adherida al plasmalema o membrana protoplasmática. Las sustancias de reserva son, generalmente, glicógeno y lípidos. Por la capacidad de sintetizar glicógeno, estos organismos concuerdan con las moneras, que comprenden las bacterias y cianofíceas, o cianobacterias, consideradas como los seres vivos más sencillos, y con los animales; por otra parte, difieren de las algas verdes y de los vegetales superiores que, en vez de este polisacárido, almacenan almidón.

6. En general, la estructura de las células de los hongos es muy semejante a la de las células de las plantas vasculares, porque presentan pared celular estratificada, núcleo eucariόntico, mitocondrias, retículo endoplasmatico, dictiosomas, vacuolas y ribosomas, entre otras características; por otra parte, las células fúngica difieren de las otras células mencionadas en la falta de cloroplastos y en la constitución química de la pared celular y de las sustancias de reserva.

7. Aunque carecen de clorofila, muchos hongos tienen pigmentos que les proporcionan coloraciones muy diversas: rojas, anaranjadas, amarillas, blancas, azules, violetas, grises o negras, con todas las tonalidades intermedias posibles; también pueden presentar colores verdes o verdosos pero, en este caso, se deben a sustancias peculiares de los hongos, que no tienen semejanza química con la clorofila o con otros pigmentos relacionados con esta.

8. El talo puede ser unicelular y uninucleado como en algunos protoctistas, o bien pluricelular, con células uninucleadas, o binucleadas en ciertos casos, y con más frecuencia, plurinucleadas o multinucleadas. El núcleo celular es eucariόntico y generalmente muy pequeño: según su constitución genética, puede ser haploide, diploide, poliploide o aneuploide y, el talo, según los núcleos que contiene, homocariόntico (con núcleos semejantes), heterocariόntico (con núcleos diferentes) o dicariόntico (con pares de núcleos haploides compatibles). Cuando el talo es micelial, puede ser aseptado y típicamente cenocítico por ser multinucleado y tener un citoplasma continuo; o bien puede ser septado, si presenta septos o tabiques transversales, pero aun en este caso, por lo común el talo es funcionalmente cenocícico porque los septos casi siempre son perforados.

Aunque el talo por lo común está poco diferenciado en sus fases vegetativas, es muy diversificado en sus estructuras reproductoras que, con frecuencia, están ligadas a ciclos biológicos que llegan a ser muy complejos.

9. En general, en los hongos pluricelulares las células no están muy diferenciadas, o bien su diferenciación es leve aunque sean muy numerosas; por lo mismo, carecen de tejidos y órganos muy especializados como raíces, tallos, hojas, flores, frutos y semillas, así como de sistema vascular conductor de la savia como en las plantas vasculares. No obstante, muchos

hongos forman fructificaciones (cuerpos fructíferos) y otras estructuras constituidas por hifas compactas y de considerable o moderada diferenciación celular; en este caso se hace alusión a la presencia de tejidos fúngicos, los cuales semejan, por ejemplo, los parénquimas, tejidos conductores o tubos laticíferos de las plantas superiores.

10. La división nuclear puede ser mitótica y meiótica; en ambos casos es intranuclear, o cerrada, porque hay formación de huso acromático en el interior del núcleo y la membrana nuclear se conserva en la división. En los llamados hongos inferiores, que producen elementos flagelados, la mitosis se denomina céntrica porque intervienen en ella los centríolos, colocándose un par de ellos en cada polo del huso acromático. En los hongos superiores, que nunca forman elementos flagelados, la mitosis es acéntrica porque no hay centríolos, pero interviene un corpúsculo adherido a la membrana nuclear que se conoce con el nombre de orgánulo asociado al núcleo que, al dividirse, forma dos corpúsculos denominados cuerpos polares del huso, porque emigran, uno a cada polo de este, durante la mitosis. Estos cuerpos polares son semejantes a los centríolos, pero de estructura diferente, pues no presentan los nueve tripletes periféricos de microtúbulos, en disposición anular, característicos de dichos centríolos.

11. Respiración fundamentalmente aerobia, aunque muchos hongos son microaerofílicos o anaerobios facultativos, como la mayor parte de las levaduras y algunos mohos, que pueden tener gran capacidad fermentativa usando como sustrato diversos carbohidratos y otras sustancias orgánicas.

12. Nutrición heterótrofa. Todos los hongos requieren algún tipo de materia orgánica para desarrollarse, debido a que carecen de clorofila y, por tanto, de la capacidad de efectuar la fotosíntesis. No obstante, muchos hongos se asocian en simbiosis con diversas algas para resolver así el problema de la obtención de alimentos, mediante la fotosíntesis que efectúan las algas, resultando de esta asociación simbiótica una considerable variedad de talos, los llamados líquenes, que son mixtos por lo que respecta a su constitución específica. En otros casos se asocian con plantas superiores formando las micorrizas en sus raíces.

13. La obtención de alimentos es de tipo absorbente y por tanto se efectúa directamente por ósmosis. Aunque los hongos son en su mayor parte osmótrofos, varios de ellos, en particular los mixomicota, en sus fases de mixamebas y plasmodios, son fagótrofos, pues captan sus alimentos por ingestión o fagocitosis, como las amebas y algunos otros protozoarios.

Hay formas saprobias, simbióticas y parásitas, pero en todos los casos parte o todo el talo del hongo debe estar sumido o inmerso en el sustrato que contiene el alimento, debido a que no se presenta, o sólo es incipiente, la diferenciación de las estructuras vegetativas del talo en órganos complejos especializados para efectuar las diversas funciones, carácter que comparten con las moneras y los protoctistas más sencillos, pero no con los vegetales, capaces de sintetizar sus propios alimentos mediante la fotosíntesis, ni con los animales, que pueden desplazarse para obtener el material alimenticio debido al desarrollo de un sistema neuromuscular o, a veces, por medio de movimientos coordinados que permiten la manifestación de complejos procedimientos de captura. No obstante, hay hongos vermívoros que han desarrollado estructuras de hifas especializadas mediante las cuales pueden capturar pequeños gusanos (nemátodos) que, después de digerir, absorben por ósmosis.

14. Reproducción **asexual** y **sexual** de tipos muy diversos según los casos pero, generalmente, con la producción de esporas móviles (planosporas) o inmóviles y de pared a veces muy gruesa (aplanosporas) y, con frecuencia, producidas en fructificaciones más o menos sencillas o complejas. Las esporas de origen asexual se producen sin que haya previos fenómenos sexuales; por el contrario, las esporas de origen sexual sólo se forman después de la unión de las gametas. Estas, a su vez, pueden ser móviles y flageladas (planogametas que se unen por copulación planogamética) o carecen de flagelos (aplanogametas). En muchos casos, no se producen gametas diferenciadas e individualizadas y, entonces, son los órganos sexuales (gametangios, con frecuencia diferenciados en órganos masculinos o anteridios y órganos femeninos u oogonios) los que se unen siguiendo dos modalidades fundamentales: contacto gametangial y copulación gametangial; o sólo hay fusión de núcleos (cariogamia), que generalmente puede presentarse mucho tiempo después de la unión de los protoplastos (plasmogamia) de talos vegetativos o hifas indiferenciadas, hasta el momento en que se forman las fructificaciones del hongo.

Algunos hongos, llamados imperfectos o deuteromicetes, no presentan reproducción sexual típica, pero manifiestan fenómenos de parasexualidad que comprenden, como en la mencionada reproducción, los procesos de plasmogamia (fusión de dos protoplastos), cariogamia (fusión de dos núcleos, generalmente haploides, para formar un núcleo por lo común diploide) y meiosis (división nuclear en la que el número diploide de cromosomas, normal de la especie, se reduce a la mitad o número haploide); no obstante, en el caso de la parasexualidad, dichos procesos no se efectúan, como en la reproducción sexual típica, en órganos sexuales o en sitios especializados del talo, y en etapas bien definidas del ciclo biológico, sino en puntos imprecisos del talo y en momentos inespecíficos de su ciclo. Por otra parte, en los hongos llamados perfectos, por presentar reproducción sexual típica, también puede haber fenómenos parasexuales. Además, en casi todos los hongos es común la multiplicación vegetativa por fragmentación de sus hifas y micelios y aun por gemación y ruptura de sus fructificaciones, lo que favorece su amplia distribución en la naturaleza.

15. Distribución generalmente cosmopolita, pero hay especies y formas de distribución restringida o endémica, en particular las simbióticas y parásitas cuyo desarrollo depende de la presencia del simbionte o del hospedante, la cual a su vez está ligada a un determinado hábitat.

Con base en las características anteriores, y en

otras que serán anotadas al tratar cada grupo de hongos, los representantes del reino Fungi han sido clasificados en diversas formas y siguiendo diferentes arreglos en las categorías taxonómicas y sus jerarquías. Es importante disponer de un sistema de clasificación que sea didáctico, y que al mismo tiempo indique las posibles relaciones filogenéticas de los grupos de hongos y la probable secuencia evolutiva de los mismos, pues el reino Fungi comprende un inmenso número de individuos distribuidos en una gran diversidad de especies, muchas de ellas aún desconocidas, sobre todo las microscópicas, que reciben el nombre común de micromicetes, aunque también en la actualidad se siguen describiendo muchas especies, nuevas para la ciencia, de los hongos macroscópicos o macromicetes, que son los que tienen fructificaciones grandes, perceptibles a simple vista.

Se calcula que las especies de hongos en la naturaleza pueden alcanzar el número de 250.000 (según Martin), comparable al número de especies de plantas con flores. Aunque, según indican Hawksworth *et al*. en la séptima edición del *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi*, publicada en 1983, sólo han sido aceptadas 62 000 especies (sin contar las 13 500 especies registradas de líquenes) y considerando que el número de especies nuevas que se describen cada año es de varios cientos y llega a pasar de 1000, se puede estimar, según datos de diversos autores, que hay por lo menos l00.000 especies de hongos. Las especies conocidas de hongos están agrupadas en unos 525 géneros. Por otra parte, el número de individuos pertenecientes al reino de los hongos sobrepasa, con un margen muy amplio, al de las plantas con flores, pues el de los primeros está más allá de la imaginación, si se considera que, por citar sólo unos ejemplos, un gramo de suelo o de un líquido fermentado, o un pequeño fragmento de alimento enmohecido, pueden contener varios miles o millones de hongos, representados por levaduras o diversas estructuras vegetativas y esporas de otros hongos, principalmente los del tipo de los mohos.

En este libro se adopta la clasificación propuesta por Ulloa y Hanlin en el *Atlas de micología básica*, publicado en 1978, la cual se basa en el esquema taxonómico que figura en los volúmenes IV A y IV B del libro editado por Ainsworth, Sparrow y Sussman, *The Fungi. An Advanced Treatise*, en 1973. No obstante, dicho esquema ha sido modificado con la inclusión de la clase Protosteliomycetes (de reciente descubrimiento) en la división Myxomycota, y la separación de los líquenes en una división propia (Lichenes), antes clasificados en la subdivisión Ascomycotina.

En la clasificación aquí adoptada, y que se presenta completa (hasta géneros) en el capítulo 4, se establecen dos divisiones naturales en el reino Fungi: Myxomycota y Eumycota, y una división artificial: Lichenes. La primera incluye a los mixomicotas u hongos viscosos, a los que por costumbre y razones didácticas algunos autores agrupan con los eumicotas u hongos verdaderos (los de la segunda división mencionada) pero que, en realidad, estarían mejor colocados en el reino Protoctista, pues ambas divisiones difieren considerablemente. No obstante, como ya se indicó, los representantes unicelulares, capaces de producir zoosporas y zoogametas, de la división Eumycota, también podrían ser colocados en el reino Protoctista. Por otra parte, existen formas de transición entre ambas divisiones, en particular las de la clase Plasmodiophoromycetes, que han sido colocadas en una división o en la otra de las citadas aquí, según el criterio de los diferentes autores; además, los miembros de ambas divisiones concuerdan en muchas de las características fundamentales de los hongos–antes enumeradas–como el tipo heterótrofo de nutrición y la producción de fructificaciones con esporas inmóviles y de pared gruesa; en cambio, la división Myxomycota incluye organismos fagótrofos con fases vegetativas flageladas, ameboides y plasmodiales, desprovistas de paredes celulares. Los miembros de la división Eumycota son osmótrofos y generalmente tienen talos miceliales no septados (cenocíticos) o septados; aunque hay formas con talos de pocas células o unicelulares, estas carecen de fases ameboides y plasmodiales, y en casi todas las fases de su desarrollo presentan paredes celulares. La división Lichenes incluye a los organismos mixtos constituidos por hongos y algas asociados simbióticamente.

En resumen, la clasificación general seguida en este libro es la siguiente:

Reino Fungi

División Myxomycota
- Clase Protosteliomycetes
- Clase Acrasiomycetes
- Clase Myxomycetes
- Clase Plasmodiophoromycetes

División Eumycota
- Subdivisión Phycomycotina
  - Clase Chytridiomycetes
  - Clase Hyphochycridiomycetes
  - Clase Oomycetes
  - Clase Zygomycetes
  - Clase Trichomycetes
- Subdivisión Deuteromycotina
  - Clase Blastomycetes
  - Clase Hyphomycetes
  - Clase Coelomycetes
- Subdivisión Ascomycotina
  - Clase Hemiascomycetes
  - Clase Euascomycetes
  - Clase Laboulbeniomycetes
  - Clase Loculoascomycetes
- Subdivisión Basidiomycotina
  - Clase Heterobasidiomycetes
  - Clase Holobasidiomycetes

División Lichenes
- Subdivisión Deuterolichenes
- Subdivisión Ascolichenes
  - Clase Hymenoascolichenes
  - Clase Loculoascolichenes
- Subdivisión Basidiolichenes
  - Clase Holobasidiomycetes

Capítulo 2

Distribución, Hábitat e Importancia de los Hongos

Aunque muchas especies de hongos tienen una distribución geográfica más o menos restringida, es decir son **estenocoras**, la mayor parte de las especies son cosmopolitas o **euricoras**. Los hongos, como grupo o reino, se encuentran ampliamente distribuidos por todo el globo terrestre y viven en cualquier sitio que presente material orgánico, agua y una temperatura apropiada, comprendida generalmente entre 4 y 60ºC.

Según lo anterior, los hongos pueden vivir en climas ecuatoriales, tropicales, subtropicales, templados y aun en los fríos, siempre que la temperatura no sea muy baja (menos de 0ºC); desde el nivel del mar hasta altitudes de más de 4 000 m, en donde se encuentran los últimos vestigios de vegetación; asimismo, se desarrollan desde los lugares más húmedos hasta los sitios semidesérticos y aun desérticos en las épocas en que puede haber una ligera humedad en los suelos.

El cosmopolitismo de los hongos se debe a factores muy diversos; los esenciales son dos: *a)* en muchos sitios del globo terrestre existen las condiciones ya citadas para la vida de estos organismos, y *b)* el más importante, que se refiere a la fácil distribución de los mismos por pequeños fragmentos de sus micelios y, sobre todo, por sus esporas. Las esporas, que se forman en enormes cantidades, por lo general son capaces de tener vida latente un tiempo más o menos largo y de soportar condiciones muy adversas; como son microscópicas, son transportadas fácilmente por las corrientes de aire a lugares muy lejanos y diversos; asimismo, los animales, especialmente las aves migratorias, en la superficie de su cuerpo o a través de su tracto digestivo, pueden diceminar las esporas; también el hombre, con sus diversos vehículos modernos de transporte, es un factor muy importante en esta distribución. Así, por ejemplo, algunos hongos saprobios que se encuentran en México han sido observados en Estados Unidos, en Centro y Sudamérica, en Europa, en muchos sitios de Asia, África y Australia. No obstante, varios hongos están restringidos a sitios especiales (hongos endémicos).

Debido a que los hongos carecen de clorofila, su nutrición depende de otros organismos y, de acuerdo con la clase de sustancias orgánicas que aprovechen, pueden ser saprobios, parásitos o simbiontes. Según esto, los hongos son muy versátiles y su hábitat, es decir el medio o el ambiente en que se desarrollan, es muy amplio y diversificado.

Los **saprobios** utilizan sustancias orgánicas inertes, muchas de ellas en descomposición, que pueden ser reservas de otros organismos, productos de excreción y excrementos de los mismos, o restos de vegetales y animales. Los **parásitos** se desarrollan en otros organismos vivos que constituyen sus **hospedantes** y se nutren de las sustancias que hay en sus células vivas o de las que tienen en sus líquidos orgánicos vitales como la linfa, la hemolinfa y la sangre de los animales, o la savia de los vegetales. Los **simbiontes** se asocian con otros seres vivos, prestándose mutua ayuda en sus funciones.

Aquellos hongos que están limitados estrictamente a un solo modo de existencia se llaman saprobios, parásitos o simbiontes estrictos u obligatorios. Así, muchos basidiomicetes, como la mayoría de los agáricos y otros semejantes, sólo viven como saprobios; en cambio existen parásitos que únicamente viven en sus hospedantes respectivos y aún el hombre no ha podido cultivarlos en medios de laboratorio, como sucede con algunas especies de hongos parásitos de diversas gramíneas y otras fanerógamas, conocidos como carbones y royas. Muchos de los hongos simbióticos son estrictos, pues sólo viven asociados con otros organismos, como pasa en algunos ascomicetes y basidiomicetes que unidos a las algas forman los líquenes, y cuando se desarrollan en las raíces de las plantas vasculares pueden formar micorrizas. Se conocen, sin embargo, formas intermedias, especialmente entre las saprobias y las parásitas, capaces de cambiar la manera de nutrirse de acuerdo con las circunstancias.

Así, especies generalmente saprobias en ciertas condiciones son parásitas, por lo que se les llama hongos hemisaprobios o **parásitos facultativos** (por ejemplo, el ficomicete *Saprolegnia*) y, por otro lado, especies comúnmente parásitas en condiciones naturales, pero que pueden ser cultivadas en medios artificiales, se denominan hongos hemiparásitos o **saprobios facultativos** (por ejemplo, el ficomicete *Phytophthora*).

La gran mayoría de los hongos son saprobios y estos se encuentran representados en casi todos los grupos taxonómicos. Existen muchos que viven en el agua, tanto continental como marina, pero son mejor

conocidos los terrestres.

En aquellas aguas dulces que son ricas en restos orgánicos, como las que están remansadas o estancadas en lagos, lagunas, charcas y acequias, los hongos encuentran materiales nutritivos adecuados; sin embargo, como muchos de ellos son aerobios estrictos, sólo viven en aguas que tienen aire disuelto o donde abundan algas que, al efectuar la fotosíntesis, proporcionan oxígeno. En aguas muy putrefactas y que han estado largo tiempo estancadas, viven pocos hongos, por carecer de aire o de oxígeno libre; principalmente se desarrollan en la superficie, pero algunas especies anaerobias, como *Aqualinderella* (Oomycetes), pueden vivir sumergidas en aguas estancadas. Aunque la oscuridad no perjudica el crecimiento de los hongos, estos viven mejor en aguas iluminadas, en las que existe una mayor riqueza de algas o de otras plantas verdes. Asimismo, a veces proliferan más en donde abundan las bacterias, ya que aprovechan los restos de ellas o degradan en forma conjunto los restos orgánicos.

En aguas límpidas y corrientes existen muy pocos hongos, lo que se debe a su pobreza en restos orgánicos y a la agitación mecánica, que no es propicia para la fijación y el posterior desarrollo de los mismos. En aguas marinas se desarrollan muchas especies de hongos; se han encontrado en las aguas ricas en plancton o en donde prosperan las algas, así como en las que tienen abundancia de peces y otros animales marinos cuyos restos pueden constituir alimento para los hongos.

Seguramente sobre el suelo es donde se desarrollan los hongos más conocidos por la mayoría de las personas; abundan especialmente en los suelos húmedos de los bosques, campos y praderas, ricos en restos orgánicos. Además de numerosos mohos, de géneros y especies muy diversos, prosperan sobre todo micelios de numerosos basidiomicetes, que crecen debajo de la tierra o entre las maderas en putrefacción, formando esporóforos o cuerpos fructíferos en la superficie de estos sustratos. Al madurar, los esporóforos generan millones de esporas que son distribuidas ampliamente por el aire, el agua y diversos animales. Estos hongos prefieren los sitios sombríos, pero a veces también abundan en praderas bien iluminadas, y crecen entre el paseo, los zacates, las hierbas y las plantas cultivadas. Los hongos del suelo se encuentran a profundidades variables, desde la superficie hasta 1 m y más de la misma. Su presencia depende de la humedad, riqueza en restos orgánicos, aireación, pH y otros factores del medio.

Los hongos coprófilos, que viven sobre excrementos, por ejemplo de animales herbívoros, son importantes porque intervienen en la desintegración de estos productos en sustancias más sencillas que aprovechan las plantas verdes. Sobre los excrementos viven numerosos mohos, ascomicetes y basidiomicetes, a veces con cuerpos fructíferos que pueden ser apreciados a simple vista.

En restos vegetales como raíces, tallos, hojas, flores, frutos y semillas, que en gran abundancia se encuentran en bosques, praderas y campos de cultivo, prosperan muy bien los mohos, las levaduras y aun basidiomicetes superiores (estos últimos con fructificaciones conspicuas por ser macroscópicas y con frecuencia de gran belleza y colorido). También se desarrollan muchos hongos (mohos y levaduras) en los alimentos de los animales y del hombre, en productos que este emplea en la industria, y en una gran variedad de sustratos. Algunos ejemplos de estos son: carnes y embutidos, productos lácteos, pan, pastas, dulces, jaleas, encurtidos, salsas, aceites y grasas; en frutos, raíces, tallos y granos almacenados; en jugos de frutas; en los sustratos empleados para elaborar bebidas alcohólicas; en líquidos azucarados, exudaciones de los árboles y jugos de los mismos; en maderas almacenadas y en sus productos; en el papel almacenado o en forma de tapices, libros, periódicos y revistas; en las pieles y objetos manufacturados con las mismas; en paredes y muros; en la superficie del cuerpo del hombre y los animales y en cavidades abiertas en los mismos, como la bucal, el tubo digestivo y las vías respiratorias; en esputos y excrementos de personas sanas y enfermas; en medios de cultivo almacenados en matraces, cajas de Petri y tubos; incluso hay hongos capaces de crecer en soluciones farmacéuticas con sustancias que, por su composición y concentración, impiden la vida de otros microorganismos. Algunas especies de los géneros *Penicillium* y *Aspergillus* (Hyphomycetes) se han encontrado en soluciones fenicadas, de ácido bórico, de sulfato de cobre, de colorantes, de bicloruro de mercurio y aun en gasa yodoformada y sobre piezas anatómicas conservadas en formol, cuando este se ha evaporado un poco y parte de la pieza sobresale del resto de la solución. Este último caso ha sido observado por los autores en órganos de animales y vegetales conservados en solución de formol o de alcohol, dentro de frascos en los cuales algunas partes de dichos órganos salían de la solución y en ellas se notaba a simple vista el micelio verdoso de los penicilios y aspergilos.

Los hongos parásitos son también muy numerosos y su distribución está íntimamente ligada a la de sus hospedantes. Casi no hay organismo vegetal o animal que en alguna época de su vida no haya sido parasitado por algún hongo.

Ciertos hongos, los denominados **estenoxenos**, corresponden a especies más o menos estrictas, a veces muy selectivas, respecto a los hospedantes que atacan; por ejemplo, la roya de los cereales, *Puccinia graminis* (Heterobasidiomyceces), en determinadas fases de su desarrollo parasita a varias gramíneas cultivadas, aunque de esta especie de hongo hay subespecies que en forma preferente o exclusiva atacan a una sola especie de cereal y, de esta, únicamente a las variedades o formas susceptibles a la invasión por el parásito. En muchos casos el parasitismo es más selectivo, de manera que cada especie o variedad de un hospedante potencial es atacada exclusivamente por una determinada forma especial del parásito (*forma specialis*, cuya abreviatura es f. sp.); dentro de esta pueden distinguirse formas geográficas, fisiológicas o ecológicas, o bien formas relacionadas con una diversificación en el hábitat, que varían según el sustrato o el órgano de la planta donde se desarrolla el hongo, pues una misma especie de hongo fitopatógeno puede presentar ciertas características diferentes si

prospera como saprobio en el suelo y la hojarasca, o ciertas otras cuando crece en la raíz, el tallo, las ramas, las hojas, las flores, los frutos o las semillas de su hospedante. Esta diferencia de caracteres en una especie de hongo es menos frecuente cuando esta sólo parasita un determinado órgano o tejido de una misma especie o variedad de hospedante.

Hay ocasiones en que el parasitismo alcanza un alto grado de diferenciación evolutiva, paralela, entre el hospedante y el hongo parásito, como es el caso de los hongos del orden Laboulbeniales (Laboulbeniomycetes), que son parásitos estrictos de insectos; además, con frecuencia, los hongos no sólo necesitan una determinada especie de insecto para desarrollarse, sino que atacan exclusivamente a los machos o a las hembras, y en un lugar preciso del cuerpo del hospedante.

Por el contrario, hay especies de hongos llamados **eurixenos**, que son capaces de parasitar a un número más o menos grande de hospedantes; a veces son atacados hasta varios centenares o miles de especies. Tal es el caso de *Phymatotrichum omnivorum* (Hyphomycetes), que ataca las raíces de un gran número de plantas causando la llamada pudrición texana en las raíces de la alfalfa, el algodonero, el manzano, el peral, el duraznero y el nogal, entre otros hospedantes, pues tiene la capacidad de parasitar a más de dos mil especies vegetales (angiospermas).

Los hongos tienen la potencialidad de parasitar a las algas, a otros hongos, a los líquenes, a las hepáticas y, sobre todo, a las plantas vasculares (helechos y otras pteridofitas, y fanerógamas). Los hongos parásitos acuáticos, aunque generalmente no son abundantes, pueden causar a veces epidemias de carácter destructivo en muchas algas, especialmente en diatomeas y desmidiales, y en las conjugadas y las clorofíceas, a las que infectan y destruyen en proporciones considerables. Los mismos hongos son atacados por otros de especies semejantes o distintas (hongos micoparásitos), y en los cuerpos fructíferos de ascomicetes y basidiomicetes se observan muy a menudo micelios, así como fructificaciones, de otros hongos que destruyen a estos hospedantes. Los líquenes, las hepáticas, los musgos y las pteridofitas son invadidos, muy a menudo, por hongos del suelo que penetran al talo o a los diversos órganos del hospedante y por medio de las enzimas que producen desintegran las células vivas, se alimentan de las sustancias que contienen y provocan su muerte.

Entre las plantas fanerógamas, por ser las de mayor interés para el hombre, es donde más se han observado las parasitosis por hongos. Muchos de estos, normalmente saprobios en el suelo, pueden desarrollar su vida completa a expensas de los restos orgánicos que allí existen, pero si se encuentran con hospedantes susceptibles, o cuando adquieren un gran desarrollo, abandonan su vida saprobioica, se convierten en parásitos y atacan a diversos organismos. Muchos de los hongos que ocasionan infecciones en las plantas son parásitos facultativos que viven en el suelo, y algunas de las enfermedades más destructivas son causadas por ellos. Las raíces de las plantas son las más atacadas por estar en contacto directo con esos hongos, sobre todo en suelos muy húmedos que favorecen su desarrollo; pero también atacan hojas, tallos, frutos, semillas y aun las cortezas y la madera central de los grandes troncos. La gran variedad de restos orgánicos en los que pueden vivir permite comprender por qué estos hongos están ampliamente distribuidos en todo el globo terrestre.

Los hongos parásitos obligatorios están más restringidos en su distribución, pues sólo se encuentran en donde viven sus hospederos, y algunos lo son en tal grado que ciertas especies sólo parasitan a determinadas especies de fanerógamas. Muchas enfermedades de los cereales, de las leguminosas, de los árboles frutales y otras plantas cultivadas y silvestres son ocasionadas por hongos (ver capítulo 12: Hongos patógenos de plantas).

Los animales, desde los más pequeños hasta los más grandes, desde los protozoarios hasta los mamíferos, recorriendo todos los grupos de la escala zoológica, excepcionalmente pueden escapar de ser atacados por hongos en alguna época de su vida. De manera general, los hongos parásitos de los animales no han sido estudiados tan cuidadosamente como los de las plantas fanerógamas; esto se debe, en gran parte, a que las enfermedades de los animales ocasionadas por los hongos no son tan numerosas ni tan frecuentes, si se comparan con las que ocasionan otros organismos, como las bacterias y los virus; no obstante, su importancia es también considerable y en la actualidad son atendidas por numerosos investigadores, en su mayoría médicos veterinarios y zootécnicos (ver capítulo 13: Hongos patógenos de animales).

Entre los hongos acuáticos es interesante la especie *Saprolegnia parasitica* (Oomycetes) que en muchas ocasiones invade la piel de los peces y otros animales acuáticos, llegando a ocasionar epidemias que los destruyen. Muchos hongos parasitan a los insectos; otros infectan a las aves domésticas, invadiendo sus pulmones y sacos aéreos, a veces causando sólo trastornos pasajeros o crónicos, pero en ocasiones sus consecuencias son fatales. Muchos roedores silvestres y domésticos son parasitados por hongos, especialmente en los pulmones, y esos mismos hongos pueden también atacar al hombre, en el que a veces producen síntomas graves y aun la muerte. Son muy diversas las parasitosis por hongos en el hombre, algunas de ellas no bien conocidas. Numerosos hongos, conocidos como dermatofitos (aunque más bien deberían llamarse dermacomicetes), invaden la piel, las uñas y el cuero cabelludo del hombre y entre ellos están los que ocasionan las tiñas de la cabeza y el pie de atleta. Otros hongos provocan micosis sistémicas, como la candidiasis (mal llamada moniliasis), infección en la que aparecen lesiones en la boca (algodóncillo o "muguet" de los niños), en los bronquios y en los pulmones, y la criptococosis o blastomicosis europea, enfermedad que se caracteriza por lesiones en el cerebro y las meninges, principalmente, aunque también puede afectar los pulmones, la piel y otras partes del cuerpo (ver capítulo 14: Hongos patógenos del hombre).

Los hongos simbióticos más conocidos son aquellos que se asocian con algas y plantas vasculares,

aunque también hay hongos simbióticos con animales. Casos muy interesantes de simbiosis son los de muchos ascomicetes y algunos basidiomicetes que se unen íntimamente con cierras algas cianofíceas y clorofíceas, formando los líquenes. Esta simbiosis se trata con más extensión en el capítulo 10, referente a estos organismos.

Otra simbiosis importante es la que se observa en las llamadas micorrizas, también tratadas con cierto detalle en el capítulo 11. Son estructuras formadas por micelios de hongos que viven en las raíces de la mayor parte de las plantas vasculares. La micorriza no está formada sólo por el hongo, sino por la asociación de ambos simbiontes (el hongo y la planta), y en muchos casos estos no pueden vivir en forma independiente, de manera que muchos árboles, y en general un alto porcentaje de la vegetación actual de nuestro planeta, no existirían sin sus correspondientes hongos simbióticos.

Con respecto a las simbiosis o relaciones mutualistas de hongos con animales, se puede indicar que algunos hongos viven asociados con ciertos insectos coleópteros, homópteros, himenópteros e isópteros, como escarabajos, gorgojos, pulgones, chicharras, "escamas" de planeas, avispas, hormigas y termitas. Los insectos son los únicos animales que han desarrollado relaciones mutualistas con los hongos, y esto puede deberse a que muchos insectos y hongos comparten los mismos hábitat y porque la mayoría de estos insectos están equipados para transportar esporas vivas de hongos, ya sea en su tracto digestivo, en los pliegues entre sus articulaciones que contienen secreciones cerosas, o entre sus cerdas. Los insectos que han establecido relaciones mutualistas con hongos pertenecen a dos grupos. En un grupo el hongo vive dentro del insecto, ya sea en el tracto digestivo o en células especializadas. En el otro grupo el hongo vive en el nido del insecto. Como ejemplos del segundo grupo, que es el más estudiado, están:

Las moscas del agua, dípteros del género *Asteromya*, forman agallas tumoriformes en yemas, hojas y tallos de diversas plantas, dentro de las cuales vive un hongo (*Sclerotium asteris*, Hyphomycetes) que ayuda indirectamente a las larvas del insecto, al degradar parcialmente los tejidos de la agalla, de manera que aquel pueda digerirlos. Parece ser que las hembras de estos insectos depositan las esporas del hongo cuando ovipositan en la planta.

Las especies del género *Septobasidium* (Heterobasidiomycetes) y varios insectos escama (como *Aspidiotus*, Diaspididae) coexisten en una manera claramente mutualista. Los insectos, que se alimentan de la savia de la planta parasitada por medio de un tubo de succión, son protegidos por los tejidos del hongo (que semejan un liquen grueso), tanto de aves como de avispas depredadoras, pero a cambio unos pocos de estos insectos son penetrados por hifas especializadas, llamadas haustorios, que extraen alimento desde su sangre. *Septobasidium* es distribuido y alimentado por los insectos escama y sólo algunas especies también pueden vivir independientemente en la naturaleza; los insectos escama encuentran un refugio formado por el micelio del hongo.

Las avispas de los géneros *Sirex*, *Tremex* y *Urocerus*, que ovipositan en la madera de los árboles, han establecido una relación mutualista con los hongos de los géneros *Stereum* y *Daedalea* (Aphyllophorales, Holobasidiomycetes). Los oídios (esporas asexuales) del hongo son depositados junto con los huevos por las hembras adultas, ya que los primeros están contenidos en una pequeña bolsa localizada en la base del ovipositor. Al germinar los oídios, el micelio que se forma digiere parcialmente la madera antes de que esta sea comida por las larvas. Una diferencia que hay que hacer notar es que estos hongos pueden crecer bien en condiciones naturales sin la ayuda del insecto; no obstante, estas avispas actúan como agentes en la diseminación de oídios. Las larvas que darán lugar a avispas hembras tienen órganos que aseguran la preservación del hongo. Estos órganos son pequeñas perforaciones escondidas en los pliegues entre el primero y segundo segmentos abdominales, donde los pequeños fragmentos del hongo están atrapados en un material ceroso. Cuando la larva cambia a pupa, estos órganos son desprendidos con la muda, pero la emergencia de la hembra adulta de la pupa hace que pequeñas hojuelas, formadas de cera y esporas, queden incluidas en la bolsita en la base del ovipositor. De esta manera se asegura la transferencia del hongo de una generación a otra. Los escarabajos ambrosía (*Trypodendron* y *Crossotarsus*) también llevan hongos en sus cuerpos.

Las numerosas especies de estos insectos perforadores de madera no pueden sobrevivir sin sus hongos ambrosía (varios géneros de ascomicetes y de deuteromicetes) que van contenidos en forma de esporas dentro de pequeñas bolsas, llamadas **micangios**, presentes en su exoesqueleto. Cuando un escarabajo ambrosía hace un túnel en la madera, las esporas del hongo se desprenden de los micangios y forman una masa de micelio aterciopelado que forra el interior del túnel. El micelio degrada la madera y extrae nutrimentos de ella, los cuales son aprovechados por el escarabajo al alimentarse del mismo. En los micangios el hongo prevalece en su forma levaduriforme, mientras que en los túneles se desarrolla en forma filamentosa.

Las termitas que cultivan hongos son nativas de los trópicos de Africa y Asia (*Macrotermes*, *Odontotermes* y *Microtermes*). Diversos materiales vegetales, colectados por las obreras, son masticados y deglutidos, y la materia fecal parcialmente digerida es depositada en un jardín de hongos cuando las obreras regresan al nido o termitero. En los nidos de algunas especies hay un solo jardín de hongos, en la forma de una gran masa que llega a pesar cerca de 30 kg. En otros nidos existen muchos jardines de hongos, de unos pocos centímetros de largo, esparcidos por todo el nido.

Cada jardín de hongos se encuentra en una cámara forrada con una mezcla de saliva y tierra, ventilada por un elaborado sistema de conductos verticales que se extienden hasta la superficie del nido. Debido a que las termitas que cultivan hongos no contienen protozoarios en su intestino que les ayuden a digerir la celulosa, es muy probable que los hongos en esta asociación sirvan para degradar celulosa y como

fuente de vitaminas. Las termitas aladas, reproductivas, comen el hongo en forma de pequeñas esférulas blancas compuestas de células levaduriformes y lo diseminan cuando forman un nuevo nido. Varios géneros de hongos son cultivados en los jardines de las termitas; las especies más comunes son de *Termitomyces* y *Agaricus rajap* (Agaricales, Holobasidiomycetes), que desarrollan exclusivamente estructuras asexuales mientras son atendidas por las termitas. Si estas se quitan del nido o mueren, algunas de las esférulas se transforman en los cuerpos fructíferos sexuales o basidiocarpos.

Parecidas a las termitas que cultivan hongos son las hormigas que forman en sus nidos jardines de hongos. *Cyphomyrmex* cultiva *Lepiota* y *Atta* cultiva *Rosites* (ambos géneros también de los Agaricales). Las hormigas cultivadoras de hongos probablemente representan el estado más avanzado en la evolución de este fenómeno, ya que se alimentan solamente del hongo que cultivan activamente. Las obreras colectan excremento de larvas de otros insectos y toda una gama de restos vegetales suaves, así como hojas que cortan de los árboles, pero en lugar de comer estos materiales, los cortan en pedacitos y los añaden a un jardín de hongos en el nido. Los hongos se desarrollan en este abono compuesto por las hormigas, en forma de pequeños grumos formados por racimos de **bromacios**, que son los ápices hinchados de los filamentos del micelio.

La reina voladora que formará un nuevo nido se lleva una pequeña masa del hongo dentro de una bolsa colocada debajo de sus partes bucales, de manera semejante a los micangios de los escarabajos ambrosía. Al iniciar un nuevo nido la joven reina cultiva un pequeño jardín, en sus excretas, con el que se alimentan las primeras larvas de las obreras. Cuando estas maduran dejan el nido y acarrean los materiales necesarios para agrandar el cultivo. También les dan pequeños pedazos de bromacios a las larvas que anidan en el micelio de los jardines.

Mientras las hormigas cuidan del jardín de hongos estos no desarrollan basidiocarpos, lo cual sucede en nidos abandonados. Además, parece ser que la saliva de las hormigas actúa como un antibiótico que selectivamente inhibe el crecimiento de otros tipos de hongos, cuyas esporas frecuentemente son introducidas a los nidos.

En resumen, hay dos tipos de asociaciones mutualistas entre insectos y hongos. En los jardines de las avispas de la madera, de los escarabajos ambrosía, de las termitas, de las hormigas y probablemente de las agallas formadas por las moscas del agua, el hongo extrae el alimento del sustrato y el insecto se nutre del hongo, del sustrato predigerido por este o de ambos. El hongo es impedido en su producción de estructuras sexuales pero es diceminado por el insecto. En las colonias de *Septobasidium* e insectos escama la situación es la opuesta: el insecto se alimenta del sustrato y nutre al hongo, y este proporciona el refugio para su insecto asociado.

Además de las formas de vida antes descritas, hay numerosas modalidades graduales entre ellas. Por ejemplo, varios hongos, como ciertas levaduras que viven generalmente como saprobias en diversos medios azucarados, o como comensales en el intestino de los animales y del hombre, pueden multiplicarse exageradamente produciendo toxinas o invadiendo diversas partes del organismo ocasionando enfermedades más o menos severas o mortales, ya sea como agentes patógenos principales o como acompañantes de otros microorganismos patógenos o de parásitos que causan lesiones en los hospedantes, permitiendo la entrada a bacterias y levaduras oportunistas que pueden reforzar el proceso patológico. Por el contrario, muchas levaduras, como la que se usa en la elaboración de la cerveza y del pan, *Saccharomyces cerevisiae* (Hemiascomycetes), pueden ser benéficas y funcionan como simbióticas, siempre y cuando su proliferación no sea excesiva, frenando el desarrollo de las bacterias de la putrefacción intestinal y, además, proporcionando vitaminas y proteínas a sus hospedantes, incluyendo al hombre.

Ciertos hongos, como los Trichomycetes (capítulo 6), se desarrollan en forma casi exclusiva como comensales estrictos de insectos y otros artrópodos, a los cuales viven adheridos, ya sea en la superficie externa del exoesqueleto o en determinadas regiones del tubo digestivo. En algunas especies de estos grupos de hongos se piensa que puede haber una intergradación del comensalismo al parasitismo o al mutualismo.

Son múltiples las relaciones benéficas y perjudiciales que en forma directa o indirecta suelen tener los hongos con el hombre, y por la relevancia y el interés de dichas relaciones para los estudiantes de micología, no sólo se harán indicaciones sobre las mismas en la primera parte del presente libro, que trata de la micología básica, sino que serán tratadas, en particular y con mayor amplitud, en la segunda parte del libro, que corresponde a la micología aplicada (capítulos 12- 17).

Seguramente desde los tiempos más antiguos, el hombre conoció los cuerpos fructíferos de los hongos superiores que con frecuencia se encuentran en los suelos húmedos ricos en humus, y probablemente desde entonces fue ron utilizados en la alimentación y en la medicina; asimismo, el hombre tuvo el conocimiento empírico de los procesos de elaboración del vino, la cerveza y otras bebidas alcohólicas, así como de la panificación, en los cuales intervienen hongos microscópicos; sin embargo, su existencia era desconocida y el conocimiento científico de los mismos sólo fue posible desde que se inventó el microscopio. El estudio de los hongos ha llegado a adquirir tal interés que desde hace años se tratan en una ciencia especial llamada **micología** o **micetología**, a la cual dedican su atención hoy día cientos de investigadores.

A continuación se anotarán algunos de los hechos más sobresalientes por los que nos podremos dar cuenta de la enorme importancia que tienen estos organismos, tan poco conocidos y apreciados por la mayoría de las personas.

Aunque desde el punto de vista antropocéntrico se pueden distinguir hongos útiles e inútiles (en relación con las múltiples actividades humanas), en un sentido estrictamente biológico no es posible estable-

cer una línea fronteriza entre dichos hongos, ya que todos ellos son útiles porque nos ayudan a reciclar las moléculas del mundo orgánico; en este sentido, los hongos no son solamente útiles sino indispensables. Junto con las bacterias, desempeñan un gran papel en la naturaleza, pues aquellos que viven en el suelo intervienen en la desintegración de gran número de despojos orgánicos. Constantemente, en los bosques, praderas, montañas y campos de cultivo, quedan en el suelo grandes cantidades de restos de raíces, hojas, tallos, flores, frutos, semillas y cadáveres de muchos animales, así como excreciones y excrementos de los mismos. Las bacterias y los hongos, con sus enzimas, descomponen y transforman estos restos en sustancias más sencillas, muchas de las cuales utilizan ellos mismos, aunque una gran parce queda en los terrenos y es aprovechada por las plantas, que reciben un gran beneficio por esta transformación. Si las bacterias y los hongos no efectuaran esta inmensa labor, en pocos años los restos de animales y vegetales se acumularían en gran cantidad en muchos sitios, formando una gruesa capa de despojos que impediría la vida a nuevas plantas verdes y a muchos animales. Ampliando el concepto que a este respecto expresó Pasteur, refiriéndose a las bacterias saprobias que se desarrollan en el suelo, se podría decir que sin las bacterias y los hongos que viven en el suelo, en pocos años la Tierra sería un inmenso cementerio de cadáveres sin descomponer. En verdad, sin la actividad de estos organismos la vida de los demás sería muy difícil o imposible. En los terrenos agrícolas estos mismos hongos desempeñan un papel decisivo en beneficio de las plantas cultivadas, colaborando en el mantenimiento de la fertilidad de los suelos. Rápidamente, descomponen sustancias orgánicas complejas como almidón, celulosa, quitina, grasas y proteínas, en otras más sencillas utilizables por las plantas verdes. Cuando se abonan los terrenos de cultivo con despojos orgánicos muy diversos, los hongos ayudan a las bacterias en el proceso de la nitrificación, especialmente en las fases de humificación y de amonización, transformando las proteínas en amidas, aminas, aminoácidos, amoniaco y sales amoniacales. En terrenos neutros, básicos o ligeramente ácidos, tanto las bacterias como los hongos intervienen en la desintegración de los restos orgánicos, pero en suelos relativamente ácidos son especialmente los hongos los que efectúan esta labor. Otro hecho muy importante que ayuda a fertilizar los terrenos es que una buena proporción de la materia orgánica que allí queda proviene de los mismos micelios de los hongos cuando estos mueren. Es una verdad científica muy trillada que sin las plantas verdes no habría vida en el globo terrestre, excepción hecha de las bacterias autótrofas, pues son las únicas capaces, junto con las citadas plantas, de transformar sustancias inorgánicas en compuestos orgánicos de los que viven los demás organismos. Pero también es igualmente cierto que sin los hongos y bacterias del suelo, las plantas verdes difícilmente vivirían, pues dependen de los productos obtenidos por la influencia de estos microorganismos.

Además, los hongos desempeñan una función importante en el equilibrio ecológico de la naturaleza en muchos aspectos. Así, los hongos simbióticos, a los cuales se hizo referencia en párrafos anteriores, son necesarios o indispensables para el buen desarrollo de muchas plantas vasculares ya sean herbáceas, arbustivas o arbóreas, tanto silvestres como cultivadas, que no prosperarían sin los hongos que forman micorrizas.

Muchos de los cuerpos fructíferos que producen ciertos basidiomicetes y algunos ascomicetes pueden utilizarse en la alimentación del hombre. En determinadas épocas constituyen un alimento sano, abundante y nutritivo. En la estación de lluvias las setas se encuentran frecuentemente en las praderas y bosques húmedos, de donde las colectan los campesinos en grandes cantidades, formando un factor no despreciable en su alimentación. Se puede decir que en esas épocas constituyen "un alimento del pobre". Hay que tener precaución, sin embargo, para evitar las intoxicaciones que provocan los hongos venenosos, que muchas veces se pueden confundir con las especies alimenticias (ver capítulo 15: Hongos tóxicos). Muchos campesinos, además de recoger hongos para su alimentación, los envían a los mercados de las ciudades, obteniendo de su venta un cierto beneficio en su economía.

Algunos de estos hongos comestibles, como el champiñón o agárico blanco comestible, *Agaricus brunnescens* (= *A. bisporus*), son cultivados desde hace muchos años en varios países, dando lugar a una rama industrial de gran importancia económica. Estos hongos se venden frescos, desecados y, sobre todo, enlatados (ver capítulo 16: Hongos comestibles y su cultivo).

En donde seguramente varios hongos presentan mayor utilidad práctica al hombre es en diversos procesos industriales para la obtención de muchos productos, incluyendo alimentos, bebidas y fármacos importantes, con una enorme y decisiva repercusión en la economía de la mayoría de los países (ver capítulo 17: Hongos de importancia etnológica e industrial). Desde épocas muy remotas las levaduras se han empleado en la elaboración de pan, vino y cerveza y, desde hace años, las grandes fábricas de alcohol etílico, tan empleado en medicina y en diversas industrias, utilizan ciertos mohos y sobre todo levaduras, en la fermentación de sustratos amiláceos y azucarados para obtener alcohol etílico. Estos mismos organismos son los encargados de fermentar diversos productos con los que se obtienen en muchos países distintas bebidas alcohólicas.

También se emplean levaduras y mohos, a veces asociados con bacterias, según los sustratos, en la producción de glicerina, grasas y ácidos cítrico, acético, glucónico, gálico, kójico e itacónico, entre los principales. Las levaduras prensadas constituyen una industria de gran importancia, pues estos hongos, en fresco o desecados, son muy empleados como complementos nutritivos en la alimentación del hombre y de varios animales, especialmente del ganado, ya que son ricos en proteínas y en vitaminas del complejo B. La maduración y fermentación de ciertos quesos muy apreciados, como el roquefort, el camembert y otros de tipos similares, depende en gran parte de las acti-

vidades metabólicas de ciertos mohos, especialmente penicilios. Asimismo, con diversos mohos y levaduras se ha desarrollado la industria de elaboración de enzimas, incluyendo amilasa o diastasa, invertasa, lipasa, proteasa y pectinasa, entre las más importantes. Estas enzimas se utilizan mucho en experiencias científicas y tienen gran aplicación en diversas industrias para la obtención de textiles, papel, pieles, gomas, jarabes, jugos de frutas clarificados y otros productos. La taka-diastasa, obtenida de varias especies de *Aspergillus*, es un producto muy conocido que se emplea con fines industriales y terapéuticos; es un complejo de muchas enzimas: sacarasa, maltasa, lactasa, dextrinasa, amilasa, celulasa, pectinasa, lipasa, peptasa, ereptasa, renina, tripsina, catalasa, inulasa, emulsina, tanasas, proteasas y otras más.

De varios hongos, especialmente de los géneros *Penicillium* y *Aspergillus*, se han obtenido diversos antibióticos, entre los cuales el más conocido es la penicilina, producido por *Penicillium notatum* y *P. chrysogenum*. Asimismo, del cornezuelo del centeno (*Claviceps purpurea*) se extrae el alcaloide llamado ergotina, empleado en medicina para combatir las hemorragias que a veces se presentan en los partos, y para provocar contracciones uterinas durante los mismos.

Si muchos hongos aportan grandes beneficios, como se acaba de indicar, también existen otros que provocan grandes perjuicios, pues en ocasiones se desarrollan en diversos productos alimenticios del hombre y de los animales, y causan la descomposición de carnes y embutidos, conservas en frascos o latas, aceites, grasas, leche y sus derivados, harinas, pan, dulces, huevos de aves, pasturas, frutos muy diversos, raíces, tallos, semillas y granos, entre muchos otros. Hay también ciertos hongos que contaminan productos comerciales e industriales como papel, maderas, telas, pieles y objetos manufacturados con estos materiales, y hasta llegan a manchar y deteriorar las lentes de mano, y las de los microscopios y telescopios, siempre que el aire tenga la suficiente humedad que permita su crecimiento.

La capacidad que tienen muchos mohos de vivir a temperaturas relativamente bajas, en medios de altas concentraciones o en aquellos de gran acidez, les permite desarrollarse en numerosos productos alimenticios, aun cuando hayan sido tratados con procedimientos que evitan la contaminación por bacterias. Grandes cantidades de productos vegetales como granos, semillas, raíces, tubérculos, frutos y pasturas, que constituyen alimentos básicos en el mundo entero, normalmente son almacenados en bodegas por cierto tiempo antes de ser utilizados en la alimentación o en diversas industrias. Si estos productos no están bien desecados, o si hay humedad suficiente en los sitios en que están almacenados, en poco tiempo prosperan los hongos y se observan ligeras o densas capas de micelios que destruyen estos alimentos, además de contaminarlos con micotoxinas que afectan la salud de los consumidores. Desde que se cosechan estos productos vegetales llevan las esporas y hasta pequeños micelios de los hongos, pero estos también llegan en gran número por el aire. El deterioro de estos alimentos no es un problema que sólo se presenta cuando están almacenados, sino también cuando se transportan largas distancias por barco y ferrocarril en muchas ocasiones llegan a su destino bastante descompuestos. Las industrias vitícolas experimentan grandes pérdidas en las uvas almacenadas si no se tiene la precaución de evitar el desarrollo de los mohos, y lo mismo sucede en las fábricas de alcohol etílico que utilizan papa, remolacha o caña de azúcar para la elaboración de este producto.

Cuando las carnes frescas no son refrigeradas adecuadamente, en pocos días pueden ser invadidas y descompuestas por levaduras y mohos, generalmente junto con bacterias; como parce de la descomposición ocasionada, se altera su olor y sabor, o por lo menos se les forman manchas desagradables. Cuando estas carnes, aun convenientemente preparadas y desecadas, se transportan durante mucho tiempo, llegan en ocasiones contaminadas por estos microorganismos. En las industrias empacadoras de carnes las pérdidas son a veces considerables, pues aunque el crecimiento de los mencionados microorganismos es superficial en los jamones, salchichas, tocino y otros productos similares, sin alterar estos alimentos en forma esencial, pueden impartir sabores y olores desagradables, así como manchas diversas, que disminuyen la calidad de los productos.

En las panaderías, los panes almacenados y la masa húmeda llegan a desarrollar los llamados hongos del pan. capaces de transformar el almidón en azúcares. Estos mohos, cuyas esporas u otros propágulos son diseminados por el aire, dan lugar a alteraciones conocidas como "epidemias del pan", que pueden causar grandes pérdidas.

La leche y sus derivados (crema, mantequilla, quesos frescos y añejos) constituyen un excelente alimento para levaduras y mohos, que al desarrollarse en estos sustratos les producen manchas de colores diversos y alteran su olor y sabor. El desarrollo de mohos y levaduras en estos productos depende de la contaminación inicial de los materiales frescos, de los procedimientos de extracción y manufactura, así como de la temperatura y humedad relativa en que se conserven.

En los alimentos enlatados, para eliminar el problema de la contaminación por hongos, son suficientes la completa eliminación del aire y la esterilización o pasteurización. o obstante, muchos productos preparados en casa, como jaleas, frutos y otros vegetales, se conservan en frascos que, si no se cierran bien y esterilizan, constituyen pasto para los hongos. De los productos comerciales empacados en contenidos cerrados, parece ser que las salsas de tomate son las más contaminadas por los hongos. Aun en las leches condensadas, fuertemente azucaradas y con alta concentración osmótica, llegan a prosperar ciertos hongos (*Aspergillus*) que producen manchas en las mismas, cambian su apariencia normal, así como su olor y sabor. Levaduras y mohos se multiplican intensamente en los recipientes en que se preparan encurtidos; muchos fabricantes los consideran convenientes porque suponen que intervienen en el proceso del encurtido, produciendo sabores supuestamente agradable, aunque para muchos consumidores no son apetecibles.

En el corcho de los tapones utilizados para obturar botellas y otros recipientes, pueden prosperar varios mohos, dando olores desagradables a las sustancias conservadas, sin que haya ninguna evidencia del crecimiento de los hongos en el producto. Hasta en los huevos frescos y sobre todo en los conservados, examinados a través de una fuerte luz, se observan a menudo manchas de colores diversos en la parce interna del cascarón, lo que se debe a la presencia de denos mohos. Estos pueden contaminar el huevo desde antes de que salga del ave, o desarrollarse después en la superficie de la cáscara, a través de la cual llegan a penetrar.

Los productos mencionados pueden ser atacados por diversos mohos, correspondientes en su mayoría a especies de los géneros *Mucor* y *Rhizopus* (cigomicetes); *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Geotrichum*. *Penicillium* y *Scopulariopsis* (hifomicetes); *Monascus* y *Neurospora* (euascomicetes), y por levaduras, sobre todo de los géneros *Candida*, *Kloeckera* y *Rhodotorula* (blastomicetes).

Muchos de los mohos tienen tal vitalidad que pueden prosperar en sustratos que son muy poco favorables para su desarrollo, como en las telas y en las fibras con que estas se elaboran. A menudo ocasionan pérdidas considerables en la industria textil, ya que deterioran las fibras de las telas, y provocan manchas y decoloración en estas cuando ya están terminadas. Los hongos que se desarrollan en fibras y telas de algodón se hallan en abundancia en el suelo, de manera que la contaminación ya se encuentra en el material antes de llegar a las fábricas, aunque también las esporas caen del aire cuando dicho material está almacenado o durante el proceso de manufactura.

El término mildiú (del francés *mildiou* y del inglés *mildew*) no solamente es aplicado a ciertas enfermedades causadas en algunas plantas por hongos, sino también al crecimiento de mohos en fibras y telas, en las que produce decoloraciones y manchas, así como su debilitamiento y desintegración. Las manchas en las telas, ocasionadas por los micelios, son negras, morenas, verdes, rojizas, amarillentas o azules, lo que depende del color de las esporas y de los pigmentos secretados por los hongos. Muchos autores se han ocupado del estudio de estos diversos hongos; sus especies quedan incluidas, especialmente, en los géneros *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Cladosporium* y *Sporothrix*. Aun cuando se han utilizado muy diversas sustancias y procedimientos para prevenir y controlar el desarrollo de los mohos en productos textiles, el método más seguro consiste en mantener el contenido de humedad de los materiales por abajo de 8%. Sin embargo, este método muchas veces no es factible porque los productos tienen que estar a veces fuera de las bodegas de almacenamiento y porque las fibras tienen que ser humedecidas durante el proceso de manufactura.

Mohos y levaduras se han encontrado también en la lana, alterando parcial o completamente la estructura de la misma, provocando coloraciones indeseables y el deterioro de las fibras. Entre los mohos se encuentran representados los géneros mencionados arriba, además de *Trichothecium* y algunos otros.

Numerosos hongos son capaces de pudrir construcciones y todo tipo de objetos manufacturados con madera. Intervienen principalmente especies de ascomicetes y deuteromicetes capaces de degradar celulosa, tales como *Chaetomium*, *Ceratocystis*, *Trichoderma*, *Sporotrichum*, *Chrysosporium*, *Alternaria*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Aspergillus* y *Cladosporium*. No obstante, son los basidiomicetes, particularmente poliporáceos como *Merulius*, *Poria*, *Lenzites* y *Polyporus*, los principales destructores de la madera, pues algunas especies atacan la celulosa, y otras degradan la celulosa y la lignina, que son los principales constituyentes de las fibras de la madera. En los aserraderos, madererías y carpinterías, donde se tienen almacenadas las maderas por un tiempo más o menos largo, sufren a veces fuertes pérdidas; cuando las maderas no se han deshidratado suficientemente, o si existe humedad en los lugares de almacenamiento, prosperan los hongos, que hacen que la madera pierda peso, se perfore, pulverice y manche con los micelios, lo que disminuye su valor o la inutiliza por completo. En los lugares húmedos es un verdadero problema el deterioro y destrucción que sufren todos los objetos elaborados con madera; se observan a menudo llenos de mohos, manchados con sus micelios, perforados e impregnados de un peculiar y persistente olor. Debido al ataque de los hongos, las compañías de telégrafos y teléfonos tienen que cambiar muy a menudo sus posees, ya que duran poco tiempo; también, las empresas ferroviarias erogan fuertes sumas en la conservación y cambio de los durmientes de madera que sostienen sus vías. La destrucción de las casas de madera por los hongos, aun en pocos años, es un asunto de extrema importancia en lugares donde la humedad es alta, como en las regiones nórdicas de Europa, sur de los Estados Unidos y en la mayoría de los países tropicales.

El papel no se escapa de la acción destructora de los hongos. En las bodegas de las grandes fábricas de papel y en las papelerías basta cierta humedad atmosférica para que los hongos prosperen. Sucede lo mismo con libros, revistas y periódicos. Los hongos forman manchas de coloraciones diversas en el papel y lo perforan, lo que disminuye su valor o lo inutiliza totalmente. Los libros también se "pican" y adquieren manchas indeseables. Los hongos provocan a menudo trastornos semejantes a los anteriores en las pieles almacenadas y en los objetos manufacturados con las mismas, ocasionando por lo tanto considerables pérdidas en la industria peletera.

Tan importantes, y en ocasiones más que los anteriores, son los hongos parásitos que ocasionan enfermedades en sus hospedantes (patógenos) y que se tratarán con cierta extensión posteriormente. Las enfermedades en las plantas provocadas por hongos ocasionan pérdidas muy cuantiosas (ver capítulo 12: Hongos patógenos de plantas); destruyen algas, como diatomeas, conjugadas y clorofíceas, que forman gran parte del plancton de aguas dulces y marinas, el cual, a su vez, constituye el alimento de muchos animales acuáticos. Pero donde las pérdidas por hongos parásitos son más lamentables es en las plantas cultivadas por el hombre y en las especies forestales. Las

plantas han sido, y seguramente seguirán siendo, la fuente esencial de la alimentación de los animales y del hombre, así como las que proporcionan las materias primas para numerosas industrias, incluyendo la de productos medicinales. Una economía estable en el mundo entero es imposible sin el estudio científico de los hongos parásitos de los vegetales, lo cual es indispensable para controlar las enfermedades que ocasionan a las plantas cultivadas. Afortunadamente, desde hace varios años se ha establecido una ciencia, la fitopatología, que comprende en gran parre el estudio de estos hongos, y en muchos países se han formado instituciones donde cientos de investigadores se dedican únicamente a esta especialidad. Debido a los pacientes trabajos de éstas benefactores poco reconocidos, mucho se ha logrado en el control de las parasitosis fúngicas de las plantas, pero todavía quedan muchos problemas sin resolver y aún se pierde un buen porcentaje de productos vegetales por el ataque de hongos.

También en muchos animales y en el hombre los hongos ocasionan diversos padecimientos, leves o severos, y constituyen un problema de salubridad que ha preocupado a numerosos micólogos, médicos y veterinarios que se dedican al estudio, prevención y curación de dichos padecimientos, todo lo cual tiene tal interés que hasta se han desarrollado disciplinas especiales, llamadas micología médica humana y micología médica veterinaria (ver capítulos 13 y 14: Hongos patógenos de animales y Hongos patógenos del hombre).

Por último, los hongos son interesantes porque se prestan con cierta facilidad a investigaciones bioquímicas, citológicas, fisiológicas y, sobre todo, en el campo de la genética; ello se debe a la rapidez de su crecimiento y reproducción, dando lugar en poco tiempo a muchas generaciones, lo cual no podrían proporcionar las plantas y los animales superiores; además, su cultivo requiere poco gasto de equipo y poco espacio, ya que fácilmente se logra en tubos, matraces y cajas de Petri. Otros hongos son interesantes por presentarse en ellos fenómenos biológicos peculiares y fascinantes, aun cuando no involucren algún aspecto que beneficie o perjudique directamente al hombre; por ejemplo, los mecanismos de dispersión de las esporas, el metabolismo celular y los procesos genéticos, entre muchos otros.

Después de leer lo anotado con respecto a la importancia de los hongos, es de extrañar que pocas personas sepan de la enorme influencia que estos organismos tienen en la vida de las plantas, de los animales y del hombre, pues los hongos tienen en la naturaleza interrelaciones casi constantes con todos los seres vivos, incluyendo al hombre, y además puede deducirse que el estudio de la micología ofrece múltiples posibilidades de trabajo en diversos aspectos de la industria, la agricultura y la medicina, a los estudiantes que logren adquirir una buena preparación en este amplio campo de la biología.

Capítulo 3

Generalidades sobre Morfología y Reproducción

MORFOLOGÍA

Los hongos constituyen un grupo de organismos de los más variables y polimorfos entre los seres vivos. En este inmenso grupo, que incluye una enorme variedad de formas, es extremadamente difícil generalizar, aun en su morfología. Los detalles en este aspecto sólo pueden ser proporcionados al estudiar cada grupo de ellos y, en muchos casos, sólo al considerar los géneros y especies. No obstante, en las siguientes líneas se intentará dar una idea general y esencial acerca de la morfología de las principales estructuras somáticas. En cuanto a las estructuras reproductoras sólo se indicarán las formas fundamentales, pues se estudiarán con más detalle al considerar cada uno de los grupos que se tratarán posteriormente.

Hongos unicelulares. Muy diversos hongos pertenecientes a los ficomicetes acuáticos inferiores y todas las levaduras (ascomicetes principalmente) están formados por una sola célula pequeña (talos unicelulares, figs. 1-2), pueden tener formas muy diversas y alcanzar, por lo común, dimensiones desde 3 y 4 µm hasta 12 y 15 µm, aunque a veces las hay mayores. La célula por sí misma desempeña las funciones esenciales de un organismo: respiración, nutrición y reproducción. En ocasiones, como sucede con algunas levaduras, al reproducirse por yemas o brotes, o por bipartición, quedan las células unidas unas a continuación de otras, formando pequeñas o largas cadenitas llamadas **seudomicelios** o talos seudomiceliales (fig. 4).

Hifas. La mayoría de las especies de hongos está constituida de filamentos o hilos muy delgados llamados **hifas**. Las hifas son estructuras cilíndricas o tubulares, por lo común muy ramificadas, cubiertas por una membrana que contiene el protoplasma y, fuera de ella, por la pared celular. Aunque comúnmente muy pequeñas y delgadas, y por lo mismo microscópicas, las hay grandes y gruesas, que pueden notarse a simple vista como pequeños filamentos de algodón; pueden tener un grosor uniforme en toda su longitud, pero también este puede ser variable: a veces son gruesas en su base y se van adelgazando hacia la porción terminal. El diámetro puede ser de 0.5 µm o menos, hasta 100 µm y más. El alargamiento de las hifas se efectúa principalmente por crecimiento apical.

Se conocen dos tipos de hifas: cenocíticas y septadas (figs. 5 y 6). Las hifas **cenocíticas**, por pequeñas o grandes que sean, poco o muy ramificadas, se caracterizan porque contienen un solo protoplasma con numerosos núcleos, que se extiende a lo largo de todos los filamentos, sin formarse tabiques o membranas transversales; en otros términos, la hifa cenocítica está formada por una sola célula cuyo protoplasma único encierra muchos núcleos. Estas hifas recuerdan a los filamentos de las algas crisofitas del orden Heterosiphonales, por ejemplo *Vaucheria*, y de las algas clorofitas del orden Cladophorales como *Cladophora* y, en general, los órdenes de estas algas que hace poco tiempo eran incluidos en un solo orden, el de las Siphonales, donde codo el filamento, en el primer caso, o las células del mismo, en el segundo, contienen muchos núcleos y carecen de paredes transversales que delimiten protoplasmas uninucleados. Estas hifas cenocíticas se podrían representar como una *Vaucheria* que ha perdido sus cloroplastos. A estos filamentos protoplasmáticos continuos se les da también el nombre de sifones, y caracterizan a la inmensa mayoría de los hongos ficomicetes.

Las hifas cenocíticas forman tabiques o paredes cuando se originan los órganos reproductores (esporangios y gametangios) y en ciertas condiciones especiales: cuando la nutrición es muy pobre, en hifas que han llegado a la senectud, en sitios dañados, o cuando se separan porciones vacías de una hifa de aquellas que aún contienen protoplasma. En algunos hongos del orden Entomophthorales, ciertos representantes forman numerosos tabiques en las hifas que separan porciones multinucleadas (algunas especies del género *Entomophthora*) y también uninucleadas (*Basidiobolus ranarum*); estos hongos normalmente tienen hifas cenocíticas, pero cuando se encuentran en un medio líquido azucarado de alta concentración las hifas se tabican en abundancia, limitando porciones cortas multinucleadas, cuya longitud a menudo no sobrepasa el diámetro de la hifa.

Las hifas **septadas** están interrumpidas a intervalos regulares o irregulares por tabiques o **septos** transversales que dividen a las hifas en células; son

por tanto hifas pluricelulares, cuyas células son uninucleadas y binucleadas en muchos hongos, aunque también pueden ser multinucleadas en varios casos. Las hifas septadas caracterizan a los hongos ascomicetes, basidiomicetes y deuteromicetes (Ascomycotina, Basidiomycotina y Deuteromycotina).

Los tabiques de las hifas son circulares, inician su formación en la pared periférica, con un aspecto anular, y se van cerrando hacia el centro de manera semejante a un diafragma iris. Estos tabiques quedan con uno o varios poros pequeñísimos, a través de los cuales se ponen en contacto los protoplasmas de las células contiguas. Debido a que el desarrollo de las hifas es generalmente más rápido que la tabicación, muy a menudo se observan, sobre todo cuando se inicia la germinación de las esporas, largas hifas sin tabiques y con varios núcleos, semejando hifas cenocíticas, pero al comenzar la formación de septos se delimitan unas células de otras. Una hifa septada puede tener células multinucleadas en porciones jóvenes, pero en regiones adultas, por la formación de muchos tabiques, se integran células con uno o dos núcleos según la fase en que se encuentre el hongo. En hifas que han llegado a la senectud, incapaces de proseguir su crecimiento, puede continuar la división nuclear, sin formación de septos, de manera que estas células a menudo muestran varios o muchos núcleos.

Tanto las hifas cenocíticas como las septadas pueden ser fértiles o estériles. Las hifas fértiles forman órganos de reproducción; las estériles no tienen estos órganos.

Micelio. Las hifas de los hongos, ya sean cenocíticas o septadas, en la mayoría de los casos se desarrollan en abundancia, se ramifican, entrelazan y anastomosan, formando una estructura filamentosa llamada **micelio** por Trattinick en 1805. El micelio o talo micelial forma una trama o tejido más o menos compacto, y para tener una idea, aunque sea sencilla del mismo, se podría comparar con el algodón: la masa del algodón sería el micelio, y los filamentos que lo constituyen las hifas. Los micelios se observan no solamente en los cultivos de laboratorio, donde las hifas se extienden dentro de los medios nutritivos y forman en las superficies masas vellosas, algodonosas o afelpadas, sino también en la naturaleza; en épocas propicias los micelios se desarrollan en los bosques y praderas entre las hojas muertas, troncos caídos, debajo del suelo, etc. En general, bajo la forma de micelio es como los hongos parásitos prosperan en los tejidos de los hospederos y en la misma forma lo hacen los hongos saprobios en los diversos alimentos que contaminan; los hongos que constituyen las micorrizas y aquellos que intervienen en la formación de los líquenes también forman micelios.

De acuerdo con algunos de los muchos caracteres que tienen los micelios, se pueden distinguir los siguientes tipos principales de los mismos: 1] Por su tamaño: micro y macroscópicos. Estos últimos pueden ser de unos cuantos centímetros o alcanzar hasta varios metros; en este caso los micelios forman largos cordones que se encuentran entre los restos orgánicos, especialmente debajo del suelo. 2] Por su forma: amorfos y de forma definida. Los primeros se extienden en el sustrato en todos los sentidos, dando el aspecto de masas algodonosas sin forma determinada. Entre los segundos hay algunos cuyas hifas crecen muy regularmente y muestran el aspecto de masas más o menos circulares, especialmente cuando se cultivan en medios de laboratorio, como sucede en los penicilios, aspergilos y otros mohos. Otros tienen sus hifas muy unidas formando estructuras de forma definida, como los cuerpos fructíferos o setas de muchos basidiomicetes y algunos ascomicetes. 3] Por la ausencia o presencia de septos: cenocíticos y septados. Los primeros están formados de hifas cenocíticas; constan en realidad de una enorme célula, cuyas ramificaciones se comunican libremente y encierran numerosos núcleos diseminados irregularmente en un solo protoplasma. Los micelios septados están formados de hifas tabicadas, constituidas por numerosas células separadas por tabiques transversales. 4] Por su situación: aéreos y profundos. Son aéreos los que se encuentran por fuera del sustrato donde se desarrolla el hongo, quedando al contacto del aire; por lo común en estos micelios se originan los órganos de reproducción. Los micelios profundos están dentro del sustrato, desempeñando funciones de absorción y fijación. 5] Por su aspecto: por este carácter los micelios son algodonosos, aterciopelados, crustáceos, terrosos, húmedos, secos, etc. 6] Por su color: en la mayoría de los hongos el protoplasma es incoloro, hialino y transparente, aunque el conjunto de las hifas da al micelio, observado a simple vista, un color blanquizco. Pero hay hongos que generan pigmentos que se encuentran en el protoplasma o se fijan en las membranas y entonces los micelios muestran los colores más variados y llamativos: rojos, rosados, amarillos, anaranjados, verdes, azules, violáceos, grisáceos, morenos y negros o negruzcos. 7] Por su consistencia: en este caso los micelios pueden ser blandos, papiráceos, carbonáceos, coriáceos, carnosos, gelatinosos y leñosos. 8] Por su desarrollo: el micelio puede ser escaso, regular o abundante. 9] Por su función: micelios vegetativos y reproductores. Los primeros están formados de hifas que tienen funciones de absorción, asimilación y fijación. Los micelios reproductores poseen hifas en las que se forman los órganos de reproducción, en donde se generan los elementos que perpetúan la especie. En muchos casos se forman cuerpos fructíferos especiales, en donde además de las hifas fértiles existen hifas estériles.

La mayor parte de estos caracteres tiene gran importancia en la taxonomía de los hongos y, aunque algunos son bastante estables, la mayoría son muy variables de acuerdo con las condiciones ambientales. Estas circunstancias deben tomarse muy en cuenta cuando se estudian los hongos en medios de laboratorio, cuidando que las condiciones del cultivo, como temperatura, humedad, aireación, sustancias nutritivas y pH, sean controladas.

En muchos hongos se forman en los micelios y en las hifas estructuras especiales de gran interés, que es importante conocer. Aunque sea de manera breve, a continuación se estudiarán algunas de estas estructuras.

Rizomicelio. El **rizomicelio** es un sistema rizoidal

rudimentario, pero más o menos desarrollado, de manera que semeja un micelio. Las ramas de este sistema son anucleadas (sin núcleo) en la fase vegetativa, pero con frecuencia están anastomosadas; están fusionadas y conectadas con ramas rizoidales de talos vecinos en la fase reproductora, en la cual emigran hacia dichas ramas los núcleos de las partes no filamentosas y ensanchadas de dos talos sexualmente compatibles, es decir, que pueden intercambiar la información genética contenida en sus núcleos. Es característico de varios hongos acuáticos del orden Chytridiales (fig. 3).

Estolones. Los **estolones** son hifas vegetativas aéreas y no ramificadas que se alargan en línea recta o curva, en la superficie del sustrato, y acaban por encorvarse y tocarlo en el mismo sitio en el que se forman rizoides; uno o varios estolones pueden formarse entre los fascículos o grupos de rizoides y de esta manera el micelio avanza con rapidez en todos sentidos, invadiendo una gran superficie del medio en que vive. No solamente se forman en planos horizontales, sino también en superficies inclinadas y aun en las verticales (fig. 7). Los estolones son característicos de los géneros *Rhizopus* y *Absidia* (Mucorales, Zygomycetes). Con una lente de mano, fácilmente se pueden observar los estolones y rizoides en un cultivo de *Rhizopus* obtenido en caja de Petri con un medio apropiado.

Rizoides y apresorios. En algunos hongos saprobios se desarrollan, dentro del sustrato, fascículos de hifas que reciben el nombre de **rizoides**. Están formados de filamentos cortos o largos, ramificados, a veces con aspecto de roseta, y que adquieren la apariencia de raicillas (figs. 3 y 7). Si estos hongos se desarrollan en medios líquidos apropiados se puede observar que el micelio profundo toma el aspecto de rizoides. Estas estructuras desempeñan una doble función: la fijación del micelio al sustrato y la absorción de sustancias nutritivas del mismo, las que pasan al resto de las hifas. Como hongos característicos que forman rizoides están los incluidos en los géneros *Thamnostylum, Absidia* y *Rhizopus* (Zygomycetes).

Algunos autores dan el nombre de **apresorios** a los ya descritos como rizoides, o a estructuras muy semejantes a los mismos y que tienen las mismas funciones, pero sobre todo en el caso de los hongos parásitos, en los que se forma un hinchamiento aplanado en el tubo de germinación de una espora o en una hifa vegetativa, al desarrollarse estas sobre las células epidérmicas de un hospedante susceptible a la infección por un hongo; los mencionados hinchamientos permiten la fijación del mismo a dichas células en los estados iniciales de la invasión del hospedante, como sucede, por ejemplo, con las royas del orden Uredinales que atacan diversas gramíneas. Una vez fijado el apresorio en la superficie de la célula que puede ser infectada por el hongo, se forma en ese apresorio una proyección capaz de penetrar a dicha célula, empezando así la invasión de un tejido de la planta hospedante por un hongo fitopatógeno (fig. 8).

Haustorios. El micelio de los hongos parásitos puede crecer en la superficie del hospedante, pero más a menudo se desarrolla dentro de sus tejidos, extendiendo sus hifas entre las células de estos, en cuyo caso las sustancias nutritivas son absorbidas a través de las membranas de las células del hospedante. No obstante, en muchos hongos parásitos de plantas, especialmente en los que son parásitos estrictos u obligatorios, a expensas de las hifas intercelulares vegetativas se desarrollan ramas laterales, o de los apresorios se forman proyecciones que perforan las membranas de las células, penetran en el protoplasma y extraen las sustancias alimenticias. A estas formaciones, que hacen las veces de filamentos chupadores, se les denomina **haustorios**. Este término fue propuesto por De Candolle y, en general, equivale a chupador.

Aun cuando los haustorios no son más que ramificaciones del micelio, presentan una morfología distinta a la de otras hifas, distinguiéndose por su forma, dimensiones, manera de ramificarse, paredes muy delgadas, etc. (figs. 9-10). Los haustorios más sencillos tienen aspecto de pequeñas vesículas arredondadas, sostenidas por un pedicelo corto y fino; a veces son tubos contorneados apelotonados, simples, bifurcados o ramificados. En otras ocasiones son esféricos, grandes y numerosos; también los hay filiformes, tan finos y delgados que es muy difícil ponerlos en evidencia; pueden ser irregulares, simples o ramificados, arredondados, ovoides, cilíndricos, lobulados, etc., y hasta llegan a adoptar aspectos de abanico, de barbas de pluma y de rizoides. En general, la morfología de los haustorios no solamente es diferente según la clase, orden y familia a que pertenezca el hongo, sino también varía en los géneros y especies (figs. 9-10).

Los haustorios son órganos restringidos en su crecimiento y deformados por la acción de las células del hospedante; su formación es muy importante para la adaptación de un hongo a la vida parasitaria. También los hongos micorrícicos invaden el hospedante como los hongos parásitos, pero en ese caso la invasión es limitada y se establece un equilibrio mutualista entre cada hongo y su hospedante; no obstante, puede haber tipos intermedios entre los hongos saprobios y los micorrícicos y entre estos y los parásitos patógenos, según las relaciones hospedante-parásito que se presenten entre los hongos potencialmente saprobios, micorrícicos o parásitos, y las plantas susceptibles o resistentes para ser invadidas por uno o por varios hongos. Los tipos de relaciones antes indicados también se presentan, de manera semejante, en los casos de las enfermedades causadas por hongos en los animales y en el hombre, de manera que los hongos pueden ser comensales, o bien la invasión por los mismos, cuando son parásitos y generalmente patógenos, se realiza en diverso grado de severidad y la infección puede ser desde muy leve hasta mortal.

Bulbilos. Algunos micólogos dan el nombre de **bulbilos** o **bulbillos** a los pequeños esclerocios formados de pocas capas de células. El término bulbilo fue usado primeramente por Eidam en 1883, para designar a los cuerpecitos similares a esclerocios, pero mucho más pequeños. Son corpúsculos puntiformes, generalmente microscópicos, a veces notorios a simple vista, de color moreno o moreno rojizo, que cuando están presentes en los micelios generalmente se

encuentran en gran número y tienen la misma función que los esclerocios; se desprenden de los micelios, o quedan libres cuando estos mueren, resisten en vida latente la desecación y otras condiciones poco propicias del ambiente, se dispersan por sitios muy diversos y cuando caen en medios favorables germinan dando lugar a nuevos micelios; son frecuentes, por ejemplo, en las especies del género *Papulaspora*, aunque en este caso algunos llaman papulosporas a los bulbilos (fig. 11).

Según Langeron, en un hongo de Ceilán, *Rhacophyllus lilacinus*, el cuerpo fructífero, que es muy delgado y delicado, parecido al de un agárico, produce en lugar de láminas, bulbilos biconvexos dispuestos en hojitas superpuestas. Estos bulbilos, que reemplazan a las esporas, caen sobre fragmentos de maderas descompuestas y forman nuevos hongos.

Esclerocios. Los **esclerocios** son masas tuverosas, duras y compactas, que se forman en diversos sitios del micelio de algunos hongos; según las especies, alcanzan desde el tamaño de una cabeza de alfiler hasta varios centímetros. Densas masas de hifas se unen, se apelotonan y constituyen un plecténquima; la parte exterior de este constituye una corteza protectora delgada, firme y resistente, con frecuencia quitinizada y de color moreno o negruzco, aunque puede tener otras coloraciones (fig. 12). Después de la corteza está un seudoparénquima bastante compacto, cuyas células llegan a ser poliédricas por presión mutua; el resto del esclerocio está ocupado por un prosénquima, y tanto las células de este como las del seudoparénquima contienen abundantes materiales de reserva. Un ejemplo clásico de esclerocio es el del hongo llamado cornezuelo del centeno (*Claviceps purpurea*), parásito estricto del centeno y otras gramíneas (figs. 12- 15). Estos esclerocios, negruzcos purpúreos, y aun con aspecto carbonoso, se desarrollan en los ovarios de las plantas, llegando a ser dos o tres veces más largos que los granos de las mismas; tienen forma alargada y un poco curvada, semejando un pequeño cuerno o aguijón que se proyecta fuera de la espiga. También se forman esclerocios en los hongos de los géneros *Sclerotinia*, *Sclerotium* y *Phymatotrichopsis*, y en algunas especies de *Polyporus*, entre otros.

Los esclerocios son órganos de resistencia capaces de vida latente por largos períodos, soportando condiciones adversas del medio. Si son pequeños, son fácilmente transportados por el agua durante las lluvias, y si son grandes quedan en el sitio donde se han producido. Cuando vienen condiciones propicias, germinan desarrollando órganos reproductores, aunque algunos de ellos pueden formar directamente nuevos micelios.

Plecténquima. En muchos hongo las hifas están más o menos estrechamente unidas y entrelazadas constituyendo una masa llamada **plecténquima**, que tiene la apariencia de un tejido; las hifas se pueden anastomosar y aun soldarse. De manera general, se reconocen dos tipos de plecténquirna: **prosénquima** y **seudoparénquima**. En el prosénquima las hifas, aproximadas las unas a las otras, están simplemente entrelazadas, a veces anastomosadas, pero conservan u individualidad y fácilmente se pueden reconocer (fig. 15). El seudoparénquima está formado por hifas íntimamente unidas y aun soldadas por una sustancia intersticial, siendo muy difícil separarlas; las hifas pierden su individualidad y no se distinguen unas de otras. En un corte microscópico, los seudoparénquimas se parecen a los parénquimas de las plantas superiores (figs. 12 y 14). En muchos hongos se pueden reconocer tipos intermedios entre los prosénquimas y los seudoparénquimas. A estos plecténquimas se les ha denominado tejidos fúngicos para diferenciarlos de los tejidos de las plantas vasculares.

Estroma. El **estroma** es una masa compacta de hifas, constituida de plecténquima, que puede ser un prosénquima o un seudoparénquima, o participar de ambas características (figs. 13-15). Los estromas se diferencian de los sinemas por sus diversas formas ensanchadas y no de cordón. Aunque la mayoría de las hifas de los estromas son vegetativas o somáticas, en ellos se encuentran comúnmente hifas fértiles que generan órganos reproductores.

Sinemas y coremios. Los **sinemas** están formados del conjunto o reunión de numerosas hifas o filamentos que permanecen paralelos y estrechamente unidos, formando haces o cordones micelianos. Las hifas que se reúnen en la formación de un sinema pueden ser paralelas desde su nacimiento, o pueden también haberse formado en sitios distintos del micelio y reunirse después. La cohesión de los filamentos se efectúa de diversas maneras: por entrecruzamiento de los mismos, anastomosis que se producen entre ellos, gelificación de sus membranas, y por secreción de sustancias aglutinantes que forman un cemento que une las paredes de los filamentos contiguos. Constituyen ejemplos de sinemas muchos de los haces o cordones micelianos blanquizcos, frecuentes en el suelo de los bosques húmedos, así como los haces, a veces muy compactos, de hifas esporíferas o conidióforos que producen conidiosporas en sus extremos libres (fig. 20). Algunos autores denominan a los sinemas, en general, **coremios**, en tanto que otros autores reservan este último término para los sinemas fértiles, como son los haces de conidióforos antes mencionados, y que son muy comunes en cienos grupos de hongos en su fase asexual, cuando esta es de tipo conidial, sobre todo si dichos haces son laxos, como en el antiguo género *Coremium* (cuyas especies actualmente son incluidas en el género *Penicillium*).

Rizomorfos. Cuando los cordones micelianos que forman los sinemas se tornan muy compactos, gruesos y resistentes, se obtienen las estructuras llamadas **rizomorfos**. Su mismo nombre da una idea clara de su aspecto: parecido a una raíz. El ejemplo clásico de hongo en donde se forman rizomorfos es el basidiomicete *Armillariella mellea* (fig. 38), común en el suelo y en las cortezas de árboles de los bosques húmedos. Son largos cordones, capaces de alcanzar hasta varios metros de longitud, con un grosor de 1 mm, más o menos, y generalmente oscuros. Inicialmente fueron considerados como hongos autónomos que se colocaron en el género *Rhizomorpha*, del cual se describieron varias especies encontradas dentro del suelo, debajo de los troncos caídos y en la corteza de árboles parasitados por el mismo hongo. Hartig en 1874, y des-

pués Brefeld en 1877, demostraron que estas supuestas especies, con aspecto de largos cordones, pertenecían a *Armillariella mellea*, cuya fructificación color de miel, amarillo o moreno claro, tiene forma de paraguas y es una seta comestible. Otras especies de basidiomicetes, de los géneros *Collybia* (*C. grammocephala*, *C. dryophila*), *Phallus* (*Ph. impudicus*) y *Dictyophora* (*D. multicolor*), pueden originar rizomorfos. En Gabón (África ecuatorial, junco a la costa del Atlántico), los rizomorfos de *Microporus rhizomorpha*, negros, largos y simples, son trenzados por los aborígenes y utilizados en la fabricación de cinturones.

Si se hace un corre longitudinal en la extremidad de un rizomorfo adulto se hallaran de afuera hacia adentro: un prosénquima muy delgado cuyas hifas están unidas por un cemento mucilaginoso; de esta capa se forman numerosas hifas separadas unas de otras y que semejan pelos absorbentes. Después se observa un seudoparénquima más grueso, cuyos elementos, al principio pequeños, se tornan más grandes hacia el cenero; la parte central es generalmente hueca y está ocupada por una cavidad. A menudo lo rizomorfos muestran grupos de células que se dividen en todos sentidos y contribuyen a formar una especie de meristemo que se puede comparar al que tienen los puntos vegetativos de las raíces de plantas superiores.

Los rizomorfos funcionan como órganos de absorción y conducción de sustancias nutritivas; no obstante, en muchas ocasiones, al presentarse condiciones adversas del medio, son capaces de resistir en vida latente; cuando vienen de nuevo épocas propicias su crecimiento continúa y puede alcanzar varios decímetros de longitud.

Anastomosis de las hifas. Las **anastomosis** o fusiones de hifas (término utilizado inicialmente por el micólogo canadiense Buller) tienen una gran importancia funcional en los hongos. Pero es necesario no confundir este fenómeno con la simple aproximación, contacto o adhesión de las hifas, como sucede en los sinemas y en los plecténquimas. Para que se efectúe la anastomosis es necesario que haya contacto de las hifas y una adhesión íntima de las mismas por sus paredes, de manera que entre una y otra quede una doble pared, y una reabsorción de las paredes en el punto de contacto y fusión o conexión de las dos masas protoplasmáticas.

Las anastomosis son de eres tipos fundamentales: l] Las anastomosis vegetativas, que favorecen el transporte e intercambio de sustancias nutritivas entre las hifas, así como la transmisión de excitaciones muy diversas. 2] Las anastomosis sexuales, que hacen posibles los fenómenos sexuales en muchos hongos, permitiendo la reunión de los núcleos de hifas haploides para formar las hifas diploides o, en otros términos, el paso de la fase haplobióntica a la diplobióntica, esta última característica de ciertos hongos. 3] Las anastomosis parasitarias, que hacen posible la comunicación del protoplasma del parásito con el de las células del hospedero. En realidad estas anastomosis son del primer tipo citado, o sea vegetativas, ya que permiten al parásito extraer materiales nutritivos del hospedero; sin embargo, se les da el nombre de parasitarias para diferenciarlas de las propiamente vegetativas que se realizan en muchos hongos saprobios.

Las anastomosis vegetativas y sexuales pueden efectuarse en las siguientes formas esenciales: *a*) por la extremidad de dos hifas; *b*) por la extremidad de una hifa con la parte lateral de otra; *c*) entre dos hifas paralelas y cercanas, y *d*) en grapa o gancho. En el primer caso las parces terminales de dos hifas crecen, se aproximan, se ponen en contacto por sus paredes, estas se reabsorben y se fusionan los protoplasmas. En el segundo caso la extremidad de una hifa joven crece y se aproxima a la parte lateral de otra hifa adulta; dicha extremidad se incurva, se forma una pequeña protuberancia en la hifa lateral, la que crece un poco y se pone en contacto con la parte terminal de la otra hifa, se adhieren por sus paredes, se desintegran estas y se efectúa la anastomosis. La anastomosis entre dos hifas paralelas y cercanas puede efectuarse cuando estas hifas, que son adultas, están bastante próximas (5 a 25 µm); entonces ambas hifas emiten una prolongación lateral, las dos prolongaciones crecen, se aproximan, se tocan por su pared terminal, esta se desintegra y se fusionan las dos hifas. Se forma así un puente entre los dos filamentos, o también lo que se llama "pieza en H", por el aspecto característico que muestra esta fusión. Las conexiones en grapa o gancho, también llamadas **fíbulas**, son características de muchos basidiomicetes, por lo cual su micelio se puede reconocer, tanto en cultivos artificiales como en condiciones naturales (fig. 426). Se efectúan en la siguiente forma: en la parte lateral de la célula de una hifa joven, se forma una prolongación corta que crece y se incurva hacia la parte basal de la hifa, tomando el aspecto de un gancho, cuya parte terminal se pone muy cerca de la pared de la hifa; se forman entonces dos tabiques: uno a través de la hifa enfrente del gancho, y otro, un poco inclinado, en la base de este. Enfrente de la parte terminal de la grapa, la hifa forma un corto hinchamiento que toca la extremidad de la grapa, las paredes se reabsorben y los protoplasmas se fusionan.

MULTIPLICACIÓN VEGETATIVA Y REPRODUCCIÓN

La *multiplicación vegetativa* es una manera de propagación en los hongos, durante la cual no se forman elementos ni órganos especiales de reproducción; consiste simplemente en una fragmentación del micelio o de las hifas. Pequeños o grandes trozos del micelio, o partes de las hifas, se separan del talo del hongo, y si llevados por agentes muy diversos (aire, agua, animales, etc.) a sitios distintos caen en un medio propicio, continúan desarrollándose y forman nuevos individuos. La fragmentación ocurre normal y constantemente, y se debe a factores externos e internos muy diversos: muerte y desintegración de células interme-

dias de las hifas, animalillos que corroen diversos sitios de los micelios, rompimiento de las hifas por el viento, por el agua o por los animales pequeños o grandes que pasan sobre ellos, acción de diversas sustancias destructoras sobre las hifas, etcétera.

Este método de propagación es muy usado en los laboratorios para lograr cultivos de hongos en medios artificiales: se cortan pequeños fragmentos del micelio y se colocan en un medio fresco y apropiado, obteniéndose así nuevos individuos. En algunos hongos, la multiplicación vegetativa puede efectuarse también por esclerocios y bulbilos, estructuras especiales ya descritas, y que se forman a menudo en los micelios. Esclerocios y bulbilos quedan libres en los sitios en que se formaron, o son llevados a lugares diversos por aire, agua, animales, etc., resisten en vida latente y, cuando caen en medios propicios, se desarrollan constituyendo otros micelios.

Reproducción. La verdadera reproducción en los hongos se efectúa por dos procedimientos: asexual y sexual. La gran mayoría de los hongos, exceptuando los Deuteromycotina o Fungi Imperfecti que carecen del sexual, muestran estos dos tipos de reproducción, aunque en muchas ocasiones puede faltar uno u otro por no reunirse las condiciones propicias para que puedan efectuarse.

Tanto en la reproducción asexual como en la sexual, dependiendo de que todo el talo tome parte en la formación de los órganos reproductores o sólo intervenga una porción del mismo, los hongos se designan con los nombres de **holocárpicos** y **eucárpicos**. Son hongos holocárpicos aquellos en los que el talo completo se convierte en uno o más órganos de reproducción; en ellos no se observan al mismo tiempo, diferenciados, el micelio vegetativo y el reproductor. Cuando están jóvenes muestran talo vegetativo, pero al llegar a su estado adulto, en el instante de la reproducción, todo este se transforma en reproductor. En los eucárpicos, que comprenden a la gran mayoría de los hongos, solamente una parte del micelio se transforma en órganos de reproducción, quedando el resto como micelio vegetativo, de manera que al mismo tiempo se pueden presentar los dos tipos de micelio. Los hongos holocárpicos se consideran, en general, como formas más primitivas y menos diferenciadas que los eucárpicos.

Reproducción asexual. Se acostumbra llamar reproducción asexual a aquella en que no hay unión de micelios sexuales, de gametas o de órganos especiales. De acuerdo con este concepto, la multiplicación vegetativa puede incluirse en este proceso y de hecho así lo hacen muchos autores. En la propagación de muchos hongos, la reproducción asexual tiene mayor influencia que la sexual, pues durante la misma se origina un mayor número de elementos reproductores y necesita condiciones menos estrictas para efectuarse. Un ejemplo a este respecto es el de los mohos incluidos en los géneros *Penicillium* y *Aspergillus*, que se propagan principalmente por procesos asexuales.

Los principales tipos de reproducción asexual son los siguientes: 1] **Esquizogénesis** o **bipartición**, que se observa únicamente en hongos unicelulares; de una manera sencilla, se forma un tabique transversal en las células, como en el caso de las levaduras del género *Schizosaccharomyces* (figs. 263-270). 2] **Gemación**, en la cual el protoplasma de las células forma a partir de la pared un pequeño crecimiento externo, llamado brote o yema, el cual crece, alcanza un tamaño semejante al de la célula madre, cierra su pared por el sitio donde se une a esta y forma un nuevo individuo. El brote puede separarse de la célula madre o quedar unido a ella, y si se forman nuevos brotes llegan a constituirse pequeñas cadenas de células o seudomicelios. La gemación se puede observar en diversos hongos, especialmente en las levaduras (figs. 2, 4, 181-183). 3] **Esporulación**, que es el método más frecuente en la reproducción asexual de los hongos, y en el cual se forman los elementos designados con el nombre común de **esporas**. Las esporas se forman a veces en cualquier sitio del micelio, separadas unas de otras, o pueden quedar agrupadas, dispuestas de manera constante y característica para cada grupo de hongos, constituyendo cuerpos fructíferos denominados **esporóforos** (figs. 16-24). Según su estructura, la disposición de las esporas y otros caracteres, los esporóforos reciben diversos nombres especiales según el caso.

En muchos hongos acuáticos las esporas son desnudas y con uno o dos flagelos, recibiendo entonces el nombre de zoosporas, muy semejantes a las que se encuentran en ciertas algas. La mayoría de las esporas de los hongos carecen de flagelos y tienen caracteres sumamente distintos. Por su tamaño todas son microscópicas, aunque con dimensiones muy diversas. Pueden ser hialinas o con coloraciones amarillas, rojizas, anaranjadas, verdes, azules, negruzcas o morenas. La forma puede ser esférica, hemisférica, cilíndrica, ovoide, poliédrica, de huso, de hoz u otra. Por el aspecto externo de su pared son lisas, estriadas, verrugosas, punteadas o aciculadas; y en cuanto al número de células pueden ser unicelulares, bicelulares o pluricelulares.

Otro carácter muy interesante de la mayoría de las esporas de los hongos consiste en que se originan en cantidades enormes, con lo cual se asegura la diseminación y propagación de las especies, aunque por distintas circunstancias muy adversas para las mismas sólo llega a germinar una mínima parte de ellas.

Las esporas no solamente son elementos de propagación de las especies, sino también constituyen formas de resistencia a las condiciones impropias del medio. Con excepción de las zoosporas que son desnudas, la gran mayoría de las esporas de los hongos poseen una pared sencilla o doble, generalmente gruesa, protoplasma deshidratado y reservas, condiciones que les permiten vida latente, durante la cual generalmente resisten factores muy adversos: desecación, altas y bajas temperaturas, fuertes presiones osmóticas, acidez y alcalinidad. Esta resistencia las faculta para mantenerse vivas por tiempo más o menos largo en condiciones que no soportarían las formas vegetativas. Por el aire, el agua y los animales y otros agentes, las esporas son diceminadas y transportadas a sitios muy diversos y aun lejanos unos de otros, y cuando caen en medios propicios germinan formando nuevos micelios.

Figuras 1-20. Estructuras somáticas y reproductoras, representativas de varios grupos de hongos.

1-6. Tipos de talos

1. Talos unicelulares del moho acuático *Rhizophlyctis rosea* (Chytridiomycetes), × 800. **2.** Talos unicelulares de la levadura *Rhodotorula rubra* (Blastomycetes), × 1000. **3.** Talos rizomiceliales del moho acuático *Nowakowskiella ramosa* (Chytridiomycetes), × 800. **4.** Talo seudomicelial de la levadura *Candida utilis* (Blastomycetes), × 1000. **5.** Micelio cenocítico, originado por germinación de una espora del moho *Mucor plumbeus* (Zygomycetes), × 1000. **6.** Micelio septado, originado por germinación de una espora del moho *Gelasinospora cerealis* (Euascomycetes), × 500.

7-10. Estructuras de fijación y absorción, derivadas de hifas.

7. Estolón de *Rhizopus nigricans* (Zygomycetes), × 1000. **8.** Apresorio, originado por germinación de una espora de *Erysiphe graminis* (Euascomycetes), × 800. **9.** Haustorios de *E. polygoni* (Euascomycetes), × 1000. **10.** Haustorios de *E. graminis*, × 1000.

11-15. Estructuras de propagación vegetativa, estructuras de resistencia y de reproducción sexual, y tejidos (plecténquimas) derivados de hifas.

11. Bulbilos o microesclerocios de *Papulaspora* sp. (Hyphomycetes), × 1000.

12-15. Tejidos de varias estructuras de *Claviceps purpurea* (Euascomycetes).

12. Seudoparénquima de un esclerocio seccionado transversalmente, × 1000. **13.** Estromas originados por germinación de un esclerocio, × 1; el estroma en sección longitudinal muestra los peritecios (cuerpos reproductores) en el interior, × 10. **14.** Seudoparénquima del estroma seccionado longitudinalmente, × 200. **15.** Prosénquima del estroma seccionado longitudinalmente, × 200.

16-20. Esporóforos de reproducción asexual.

16. Esporangio de *Chytriomyces hyalinus* (Chytridiomycetes), × 2000. **17.** Esporangio de *Rhizopus arrhizus* (Zygomycetes), × 1000. **18.** Conidióforo de *Scopulariopsis brevicaulis* (Hyphomycetes), × 1000. **19.** Conidióforo de *Alternaria alternata* (Hyphomycetes), × 500. **20.** Sinemas de *Doratomyces stemonitis* (Hyphomycetes), x 1000.

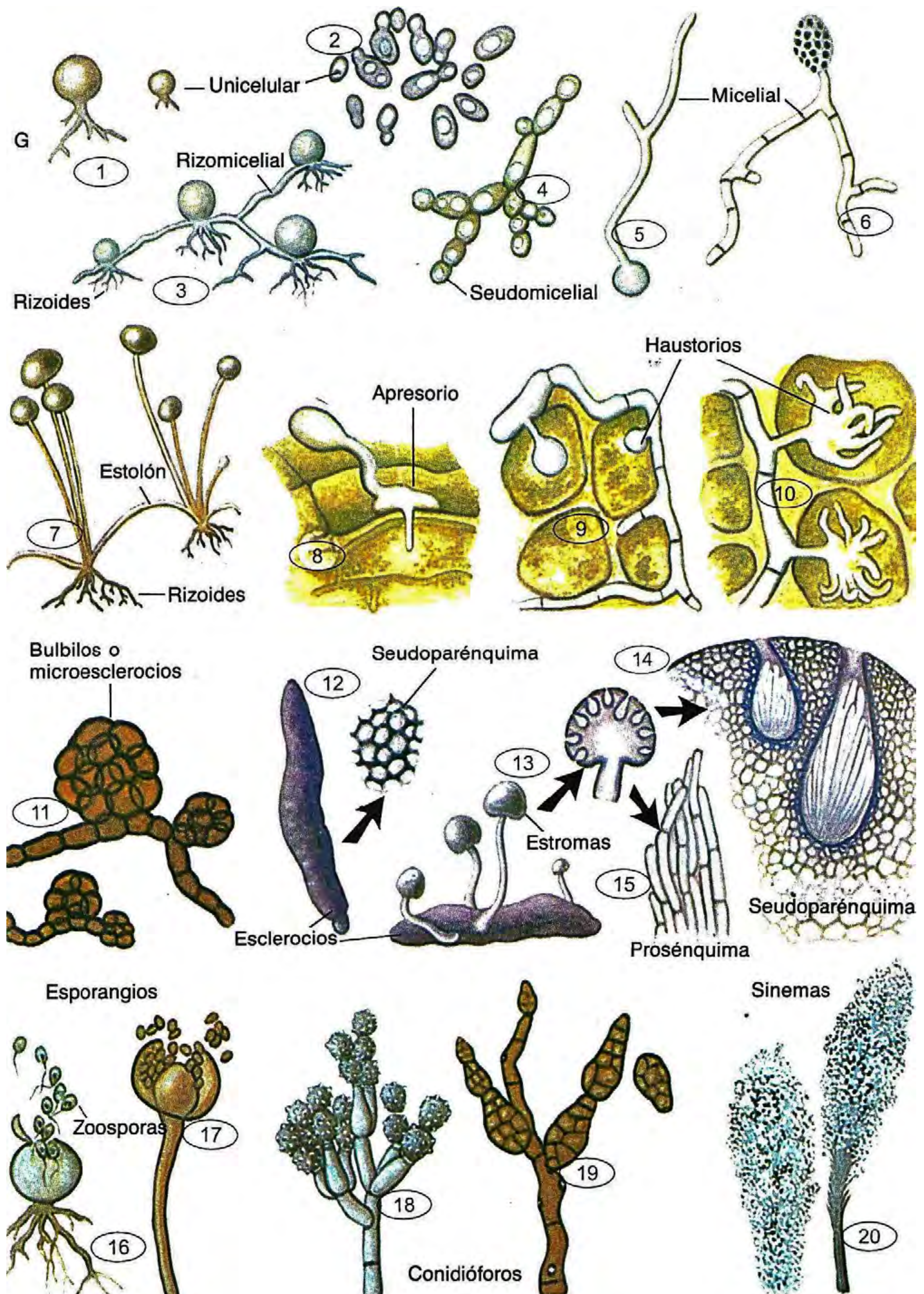
Figuras 21-40. Estructuras reproductoras representativas de varios grupos de hongos.

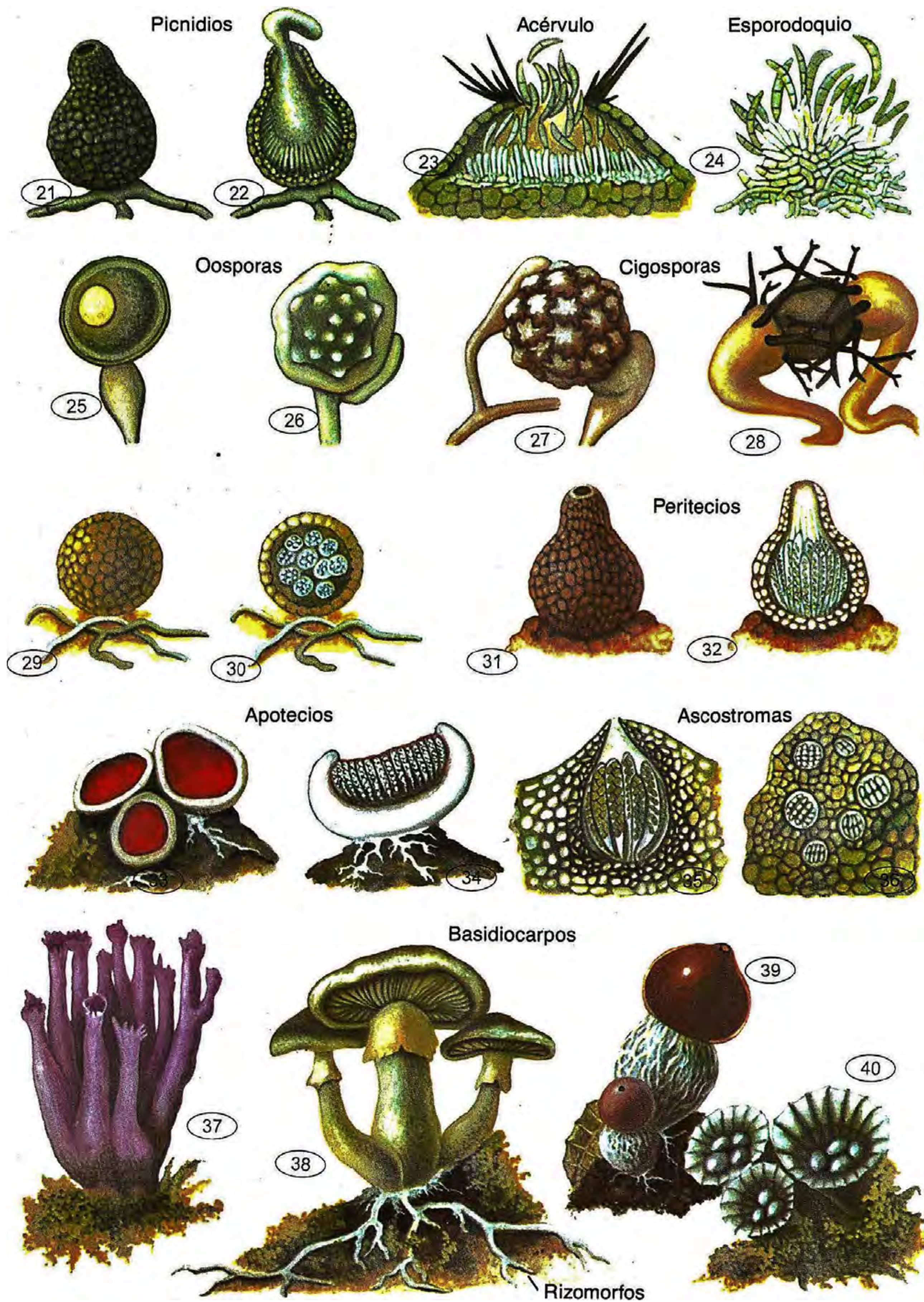
21-24. Esporóforos de reproducción asexual.

21. Picnidio de *Phoma humicola* (Coelomycetes), × 50. **22.** El mismo picnidio seccionado longitudinalmente para mostrar los conidios producidos en el interior, × 50. **23.** Acérvulo de *Colletotrichum falcatum* (Coelomycetes), en sección longitudinal, × 1000. **24.** Esporodoquio de Fusarium lini (Hyphomycetes), × 800.

25-40. Esporóforos de reproducción sexual.

25. Oospora dentro de un oosporangio de *Apodachlya pyrifera* (Oomycetes), × 500. **26.** Oospora dentro de un oosporangio de *Albugo candida* (Oomycetes), × 800. **27.** Cigosporangio (el cual contiene a la cigospora) de *Zygorhynchus vuilleminii* (Zygomycetes), × 500. **28.** Cigosporangio de *Phycomyces nitens* (Zygomycetes), x 40. **29.** Cleistotecio de *Eurolium chevalieri* (Euascomycetes), x 180. **30.** El mismo cleistotecio en corte para mostrar las ascas octosporadas producidas en el interior, x 180. **31.** Peritecio de *Nectria cinnabarina* (Euascomycetes), x 100. **32.** El mismo peritecio en sección longitudinal, mostrando las ascas octosporadas dispuestas en el himenio, x 100. **33.** Apotecios de *Sarcoscypha coccinea* (Euascomycetes), x 1. **34.** Uno de estos apotecios seccionado longitudinalmente para mostrar las ascas octosporadas dispuestas en el hipotecio, x 10. **35.** Ascostroma unilocular (seudotecio) de *Mycosphaerella musicola* (Loculoascomycetes), seccionado longitudinalmente para mostrar las ascas octosporadas producidas en el interior, x 100. **36.** Ascostroma plurilocular de *Elsinoe ampelina* (Loculoascomycetes), seccionado transversalmente para mostrar las ascas octosporadas producidas en los lóculos, x 200. **37.** Basidiocarpo de *Clavaria amethystina* sp. (Holobasidiomycetes), x 1. **38.** Basidiocarpos de *Armillariella mellea* (Holobasidiomycetes), x 0.5. **39.** Basidiocarpos de *Calostoma cinnabarina* (Holobasidiomycetes), x 1. **40.** Basidiocarpos de *Cyathus striatus* (Holobasidiomycetes), x 2.


G
1
2
Unicelular
Rizomicelial
3
Rizoides
4
Seudomicelial
5
Micelial
6
7
Estolón
Rizoides
Apresorio
8
Haustorios
9
10
Bulbilos o
microesclerocios
11
12
Seudoparénquima
Esclerocios
13
Estromas
14
15
Prosénquima
Seudoparénquima
Esporangios
Zoosporas
16
17
18
19
Conidióforos
Sinemas
20


Picnidios
Acérvulo
Esporodoquio
21
22
23
24
Oosporas
Cigosporas
25
26
27
28
Peritecios
29
30
31
32
Apotecios
Ascostromas
33
34
35
36
Basidiocarpos
37
38
39
40
Rizomorfos

Son las esporas elementos tan típicos y constantes que sus caracteres se emplean en la identificación no solamente de las clases, órdenes y familias, sino aun de géneros y especies. Por su origen, disposición, agrupamiento, número de células, estructura y otros caracteres, las esporas reciben nombres muy diversos como zoosporas, aplanosporas, esporangiosporas, conidiosporas, picnidiosporas, artrosporas, blastosporas y clamidosporas, entre otros, términos que serán discutidos al estudiar los diferentes grupos de hongos y tratar la reproducción asexual de los mismos.

Con frecuencia, las esporas se forman por la transformación total o parcial del talo en órgano reproductor (generalmente un esporangio; figs. 16-17), por la desarticulación del talo, o bien por la producción directa de las mismas en hifas indiferenciadas de las hifas vegetativas, o en hifas que alcanzan cierto grado de diferenciación, pero sin formar cuerpos fructíferos complejos, aunque las hifas esporíferas, en particular los **conidióforos**, pueden estar agrupadas, por ejemplo, en coremios o sinemas (figs . 18-20).

Por el contrario, en muchos hongos de la división Deuteromycotina las hifas esporíferas se agrupan en cuerpos fructíferos asexuales más o menos complejos. Estos son los acérvulos, los esporodoquios y los picnidios (figs. 21-24).

Los **acérvulos** son agregaciones seudoparenquimatosas de hifas aplanadas, a manera de colchoncillo, en las que se forman conidióforos cortos estrechamente unidos a los tejidos (subcutícula, subepidermis o parénquima) de las plantas parasitadas por los hongos que forman estas estructuras (los del orden Melanconiales).

Los **esporodoquios** son masas compactas de hifas cortas que constituyen estromas pulvinados. En los extremos de dichas hifas (conidióforos) se producen las esporas. Este tipo de fructificación es característico de los hongos de la familia Tuberculariaceae del orden Moniliales.

Los **picnidios** son generalmente de forma esférica o de botella; se considera que son los cuerpos fructíferos o esporocarpos asexuales más diferenciados, porque tienen pared propia bien delimitada; en su interior, que es hueco, están los conidióforos dispuestos de manera perpendicular sobre la superficie interna de dicha pared y en los extremos de los conidióforos se producen las esporas, que en este caso reciben el nombre de picnidiosporas. Esta fructificación es característica de los hongos del orden Sphaeropsidales.

Reproducción sexual. La reproducción sexual es tan extremadamente diferente en sus detalles, en los diversos grupos de hongos, que solamente unos pocos datos generales pueden ser mencionados en este momento, dejando las discusiones más detalladas para los capítulos en los cuales se describen los distintos tipos de hongos.

El fenómeno completo de la reproducción sexual comprende dos procesos: la fecundación y la meiosis. A su vez, la fecundación o fertilización consta de dos fases: la plasmogamia y la cariogamia. En la plasmogamia se unen los protoplasmas de las células sexuales y los núcleos de ambas se aproximan uno al otro. En la cariogamia los núcleos se fusionan formando un solo núcleo. Los núcleos sexuales que se fusionan llevan un número *n* de cromosomas característico para cada especie, y cuando se efectúa la cariogamia se obtienen núcleos con un número 2*n* de cromosomas. Pero este estado nuclear no es persistente, pues tarde o temprano se realiza en esos núcleos la meiosis o reducción cromática, segundo proceso de la reproducción sexual, por el cual se obtienen núcleos con un número *n* de cromosomas.

La fase haploide es cuando existe un número *n* de cromosomas y las células o grupos de células en este estado se denominan **haplontes**. La fase diploide se obtiene cuando hay un número 2*n* de cromosomas, y las células o grupos de células en este estado se llaman **diplontes**. En todo caso, los haplontes llevan un número *n* de cromosomas, y los diplontes un número 2*n* de cromosomas. De acuerdo con lo anterior, el fenómeno sexual completo podría resumirse de la siguiente manera: haplontes → fecundación (plasmogamia y cariogamia) → diplontes → meiosis → haplontes.

La gran mayoría de los hongos presentan reproducción sexual y se les llama hongos perfectos, y sólo algunos de ellos (Deuteromycotina o Fungi Imperfecti) son considerados hongos imperfectos por no tener procesos sexuales, o porque dichos procesos son aún desconocidos.

En muchos hongos, especialmente entre los basidiomicetes, después de que se efectúa la plasmogamia, no se logra la cariogamia, de lo que resulta una célula binucleada llamada dicariocito, cuyos dos núcleos de diferente sexo se denominan dicarion; a este estado se le da el nombre de dicariofase (fig. 408). El dicariocito obtenido puede llegar a formar un micelio completo, para lo cual crece, se ramifica y se divide formando nuevas células y estas otras más. En cada división celular, los dos núcleos se dividen simultáneamente y los resultantes se reparten en las dos nuevas células; así se obtiene un micelio cuyas células son todas binucleadas. Con el tiempo, solamente en algunas células, que van a formar los órganos de reproducción, los núcleos se fusionan constituyendo el núcleo diploide, el cual inmediatamente por meiosis vuelve a su estado haploide.

Antes de discutir algunos de los métodos principales de la reproducción sexual en los hongos, es necesario conocer lo esencial referente al sexo de estos organismos. Se llaman **bisexuales**, **hermafroditas**, **homotálicos** o **monoicos** aquellos que en el mismo micelio o talo forman órganos masculinos y femeninos; por tanto, la reproducción sexual la puede efectuar un solo micelio, sin el concurso de otro de la misma especie. Son hongos **unisexuales**, **heterotálicos** o **dioicos** los que en un mismo micelio o talo sólo producen órganos masculinos, y en otro micelio de la misma especie, junto o separado del anterior, únicamente originan órganos femeninos. En este caso, un solo micelio no podrá efectuar la reproducción sexual; es necesario que los micelios de distinto sexo estén juntos en el mismo sitio.

Los tipos de reproducción sexual en muchos de los hongos (ficomicetes y ascomicetes) tienen muchos

aspectos similares a los que se observan en las algas clorofíceas, feofíceas y rodofíceas. Se encuentran los tres tipos principales de reproducción sexual: isogamia, anisogamia y oogamia.

En la **isogamia** las **gametas** que se fecundan, llamadas **isogametas**, son semejantes en su forma, tamaño y estructura; en ningún momento se pueden distinguir una de la otra, por lo que se les llama isogametas + y —. Por lo común, las isogametas son flageladas y móviles y se forman en general en los hongos acuáticos.

La anisogamia, poco común en los hongos, se caracteriza porque las dos gametas que se fusionan, aunque son semejantes en su forma y estructura, difieren en el tamaño; una es más grande y se le asigna el carácter femenino (♀) y la otra es pequeña, dándosele el carácter masculino (♂). Como en el caso anterior, generalmente tienen flagelos, son móviles y se encuentran en hongos acuáticos (figs. 95, 99). A estas gametas se les conoce también con los nombres de macrogametas (femeninas) y microgametas (masculinas).

Tanto en un caso como en el otro, a las gametas, por ser móviles, se les denomina **planogametas**. En el caso de que las gametas sean inmóviles, se llaman **aplanogametas**. Las isogametas, así como las macrogametas y microgametas, se forman en órganos sexuales que se denominan **gametangios**.

En la **oogamia** las gametas ♀ y ♂ son **heterogametas**. Las masculinas, por lo común pequeñas, flageladas y móviles, son llamadas espermatozoides o anterozoides y se producen en los órganos sexuales denominados **anteridios**. Las femeninas son más grandes, no flageladas e inmóviles; se llaman oosferas u óvulos, y se originan en los órganos femeninos denominados **oogonios** (fig. 100).

En los ascomicetes no se forman gametas móviles, y en muchos de ellos las gametas masculinas son muy pequeñas, numerosas, uninucleadas, sin flagelos, inmóviles, parecidas a las esporas y se llaman **espermacios**, los cuales se originan de maneras muy diversas en hifas especiales denominadas **espermacióforos**. Los espermacios (fig. 310) son llevados por el viento, el agua, los insectos u otros agentes a los órganos femeninos, que en el caso de los ascomicetes son los llamados ascogonios. En muchos ascomicetes y en varios ficomicetes no se forman gametas, sino únicamente los órganos sexuales o gametangios, que son los que se fecundan de maneras muy diversas. A este tipo de fecundación se le dan los nombres de gametangia, deuterogamia o copulación gametangial. Los gametangios, como en el caso de las gametas, pueden ser semejantes en forma, tamaño y estructura, o tener forma y estructura similares, pero de tamaño distinto; o ser completamente diferentes, y entonces son el anteridio (masculino) y el oogonio (en los ficomicetes) o el ascogonio (en los ascomicetes), que corresponden al gametangio femenino. La copulación gametangial se caracteriza por una plasmogamia completa, o sea la fusión total del contenido de los dos gametangios, y por la cariogamia correspondiente. Puede efectuarse de dos maneras: l] Paso del protoplasma y núcleos de un gametangio a otro a través de un poro que se forma en el punto de contacto de las paredes de los gametangios. Este procedimiento es típico de algunos hongos holocárpicos en donde todo el talo se transforma en un gametangio; el talo masculino se fija al talo femenino y vacía todo su contenido en este. 2] Unión completa de los dos gametangios formando una sola célula. En este caso se disuelven las paredes que están en contacto, entre los dos gametangios, constituyendo una célula o **cigoto**, en donde se fusionan los dos protoplasmas y los núcleos (fig. 98).

En muchos hongos las gametas de los gametangios masculinos, principalmente, pero a veces también las de los gametangios femeninos, están representadas solamente por los núcleos. Los gametangios se ponen en contacto por sus paredes y los núcleos de un gametangio, sin el protoplasma, pasan al otro gametangio en donde se efectúa la cariogamia. En algunos casos, los núcleos masculinos pasan al gametangio femenino a través de un poro que se forma en el sitio de contacto de las paredes de los gametangios; en otros hongos se forma un **tubo de fertilización** entre los dos gametangios por donde pasan los núcleos masculinos. Una vez que pasan los núcleos, el gametangio masculino, que a veces es un anteridio, se desintegra, y el gametangio femenino, que puede ser un oogonio o un ascogonio, continúa su desarrollo.

En forma muy somera, ya que posteriormente, al estudiar los diferentes grupos de hongos, se tratarán con el detalle debido, se anotan a continuación algunos datos sobre ciertos procesos de fecundación entre los hongos que han recibido nombres especiales por algunos micólogos: **partenogamia**, fecundación entre dos células originadas en el mismo órgano sexual femenino; **autogamia**, fusión de dos núcleos de la misma célula, que representa el órgano femenino; **seudogamia**, copulación de dos células vegetativas semejantes, pero sexualmente diferentes, que no provienen de la misma célula madre. La **somatogamia**, o unión de células somáticas, equivale a una seudogamia (al menos en la acepción considerada aquí); **pedogamia**, fecundación de una célula vegetativa madura o adulta con otra que es joven o inmadura; **adelfogamia**, unión entre dos células vegetativas, una de las cuales es la célula madre y la otra la célula hija; **partenogénesis**, desarrollo vegetativo de células sexuales haploides, sin fecundación, y **apogamia**, desarrollo vegetativo de células sexuales diploides, sin fecundación.

Cualquiera que sea la modalidad sexual y el tipo de fecundación que presenten los hongos, estos pueden ser divididos en dos grupos respecto a su compatibilidad sexual: el de los **homotálicos** y el de los **heterotálicos**. Los del primer grupo son autocompatibles, es decir, la unión sexual puede efectuarse entre elementos de un mismo talo o de gametas producidas en él.

Los hongos heterotálicos son autoincompatibles o autoestériles, porque se requieren dos talos diferentes para que se realice la reproducción sexual, aun en los casos en que forman órganos sexuales masculinos y femeninos en el mismo talo. A su vez, estos hongos pueden presentar dos tipos de compatibilidad (o incompatibilidad): bipolar o unifactorial y tetrapolar o

bifactorial.

La compatibilidad **bipolar** está controlada por un solo factor, que suele ser denominado factor A, dispuesto en un par de cromosomas homólogos que necesitan unirse durante la reproducción sexual, y para que se forme el par de genes **alelos** o alelomorfos A_1 y A_2, pues otros tipos de unión son incompatibles (A_1 A_1 y A_2 A_2) y por tanto estériles. Corresponde al heterotalismo ya indicado con los signos + y —. Es común en todos los grupos de hongos en los que hay reproducción sexual.

La compatibilidad **tetrapolar**, muy frecuente en la subdivisión Basidiomycotina, depende de dos factores situados en sendos pares de cromosomas homólogos, y que generalmente se denominan factores A y B; debido a que están situados en cromosomas diferentes, la segregación de estos factores durante la meiosis es independiente. Cada uno de estos factores tiene su par de genes alelos o alelomorfos que controlan el mismo tipo de caracteres; se presenta un alelo en cada punto, lugar o **locus**, en posición idéntica respecto a su cromosoma homólogo, y se forman parejas de genes (A_1 A_2 y B_1 B_2) en dichos cromosomas, situados en sus lugares correspondientes o **loci**. Sólo es fértil la unión sexual en que se reúnen los cuatro alelos diferentes para formar un micelio heterocigótico con los alelos A_1 A_2 B_1 B_2. Un talo con este juego de alelos puede producir esporas (en particular las basidiosporas de los basidiomicetes) de cuatro genotipos diferentes: A_1 B_1, A_2 B_2, A_1 B_2 y A_2 B_1. También es posible que se produzcan esporas solamente de dos tipos si la combinación de los caracteres se efectúa de las siguientes maneras: A_1 B_1, A_1 B_1, A_2 B_2 y A_2 B_2; o bien: A_1 B_2, A_1 B_2, A_2 B_1 y A_2 B_1. Esto depende del arreglo de los cromosomas homólogos durante la meiosis y del entrecruzamiento o falta de entrecruzamiento (*crossing over*) de un par o de ambos pares de dichos cromosomas.

Además, en ambos tipos de compatibilidad, bipolar y tetrapolar, puede haber alelos múltiples: A_{1a} A_{1b} A_{2a} A_{2b}; B_{1a} B_{1b} B_{2a} B_{2b}, y así sucesivamente. Los alelos múltiples ocupan el mismo locus cromosómico, en sitios denominados *subloci* y, generalmente, de mutaciones. De cualquier manera, es necesario que se reúnan alelos diferentes para que se realice la fecundación y que esta dé un producto viable y fértil, es decir, que pueda fructificar una vez que se alcanza la madurez en el desarrollo del hongo. Esta es una de las causas de que en ocasiones se produzca una incompatibilidad parcial.

También sucede con frecuencia que en las especies heterotálicas se presente **homotalismo secundario**. Esto pasa cuando penetran a una misma espora dos núcleos compatibles, de manera que al germinar dicha espora da origen a un talo autocompatible en el que puede efectuarse la fecundación o fusión nuclear. Generalmente, en este tipo de homotalismo se forma la mitad del número común de las esporas; por ejemplo, en las ascas se producen cuatro ascosporas en vez de ocho, o dos en vez de cuatro, y sobre los basidios se desarrollan dos basidiosporas en vez de las cuatro que generalmente produce cada basidio.

Los procesos genéticos antes señalados suelen ser muy complejos, por lo que en las últimas décadas de este siglo se ha desarrollado una rama de la micología que es la genética de hongos. Aun así, son pocas las especies que se han estudiado en detalle con un enfoque genético y, de ellas, en muchos casos se han logrado obtener detalles de sus mapas de cromosomas; esto es debido a la complejidad de los fenómenos genéticos de los hongos, así como a la pequeñez de los cromosomas y de los núcleos de la mayor parte de estos organismos, de manera que a veces es difícil precisar el número de cromosomas, hasta de algunos de los hongos más estudiados por los genetistas. De estos hongos sobresalen como material seleccionado para la experimentación genética las especies de *Podospora* y *Sordaria* (*P. anserina* y *S. heterothallis*, entre otras), *Neurospora* (*N. crassa*, *N. sitophila* y *N. tetrasperma*), *Saccharomyces cerevisiae*, *Coprinus lagopus* (= *C. cinereus*) y *Schizophyllum commune*.

Como resultado de la fecundación, en los hongos se forman células, estructuras y órganos especiales que reciben diferentes nombres. Así, en los ficomicetes se forman los **oosporangios** y los **cigosporangios**, donde se encuentran las **oosporas** y las **cigosporas**, respectivamente; en los ascomicetes las **ascas** y las **ascosporas**, y en los basidiomicetes los **basidios** y las **basidiosporas**. Al tratar estos grupos de hongos se estudiarán con detalle estas estructuras. No obstante, en este capítulo conviene introducir al lector en el conocimiento de los tipos fundamentales de fructificaciones de origen sexual en los hongos.

Los cigosporangios y los oosporangios de los ficomicetes (figs. 25-28) son estructuras microscópicas sencillas, generalmente desnudas, pero en algunos casos los cigosporangios pueden estar envueltos por hifas laxas con las que constituyen fructificaciones algo mayores en tamaño y complejidad.

Según se indicó, los ascomicetes y basidiomicetes se caracterizan por la producción de ascosporas y de basidiosporas en estructuras denominadas ascas y basidios, respectivamente. Estas dos últimas estructuras pueden ser desnudas, pero en oposición a lo que sucede en la subdivisión de los ficomicetes es frecuente la formación de fructificaciones macroscópicas más o menos complejas que contienen a dichas estructuras. Tales fructificaciones, que se presentan en gran diversidad de formas y colores, reciben los nombres generales de **ascocarpos** y de **basidiocarpos**, según contengan ascas o basidios.

Los principales tipos de ascocarpos son: cleistotecio, peritecio, apotecio y ascostroma (figs. 29-36).

El **cleistotecio** es una fructificación generalmente esférica delimitada por una pared propia que permanece cerrada, aunque en la madurez se rompe irregularmente o se disgrega para dejar libres a las ascas que están distribuidas irregularmente en el interior del ascocarpo (figs. 29-30). El cleistotecio es por tanto **angiocárpico** e indehiscente, porque no se abre en la madurez; por el contrario, en los otros tipos de **tecios** que se indican en seguida, las fructificaciones son casi siempre dehiscentes, ya sean **hemiangiocárpicas**, como el peritecio, o **gimnocárpicas**, como el apotecio.

El peritecio puede confundirse con el cleistotecio cuando es esférico y permanece cerrado, pero con

más frecuencia es piriforme o de forma de botella y en la madurez casi siempre se abre por un poro u ostíolo situado en el ápice de la parte más angosta de la fructificación, la cual puede ser una simple papila o un cuello más o menos largo. Además, las estructuras que contiene en su interior, que en conjunto constituyen el llamado **centro** de la fructificación, de las cuales las ascas son las más importantes, están arregladas en una capa regular llamada **himenio** o himenio ascóforo, situada en la parte basal del ascocarpo (figs. 31-32).

El **apotecio** es una fructificación parecida al peritecio, aunque en la madurez se abre ampliamente y por lo común adquiere forma de copa, de plato o de disco; el himenio (himenio ascóforo) forra la capa interna o superior de la pared de la fructificación, llamada **hipotecio**, himenóforo o estrato subhimenial (figs. 33-34).

El **ascostroma** es una fructificación estromática que, al contrario de lo que sucede en los tipos de ascocarpos descritos, produce las ascas directamente en lóculos o cavernas que se forman en un estroma sin que se desarrolle, como delimitación de cada lóculo, una pared propia diferenciada del resto de las estructuras del estroma. Si presenta una sola cavidad es un ascostroma unilocular; si se originan varios lóculos es un ascostroma plurilocular (figs. 35-36).

En los ascostromas no hay una pared especial alrededor del centro o parte fértil del ascocarpo; en esto se distinguen de los peritecios, cuando estos se forman en estromas, porque entonces hay una pared peritecial que delimita el ascocarpo en el estroma. No obstante, es difícil distinguir a los ascostromas uniloculares de los peritecios verdaderos, a menos que se estudie el desarrollo del ascocarpo; por esto, a los ascostromas uniloculares también se les ha llamado **seudotecios**.

Los hongos que forman fructificaciones de origen sexual como los ascocarpos y basidiocarpos son generalmente considerados, según su complejidad, como más evolucionados que aquellos con ascas o basidios desnudos, casi siempre aislados o agrupados de manera sencilla en fructificaciones cuyo micelio laxo no llega a constituir una cubierta protectora de las estructuras esporíferas. Por el contrario, en los ascocarpos y basidiocarpos, dichas estructuras están en la mayoría de los casos organizadas en una capa fértil que es el himenio ya mencionado. En este, además de las ascas o de los basidios, pueden presentarse estructuras estériles intercaladas; de estas son más comunes las llamadas **paráfisis**, que varios autores denominan parafisas o parafisos, aunque la primera forma es la correcta. Algunos micólogos interpretan estas estructuras himeniales estériles como ascas o basidios abortados.

Los basidiocarpos se presentan en múltiples formas (figs. 37-40), pero estas pueden ser agrupadas en tres tipos: gimnocárpicas, hemiangiocárpicas y angiocárpicas, según tengan el himenio totalmente expuesto desde la etapa juvenil, en el primer caso, parcialmente expuesto en dicha etapa y sobre todo en el estado adulto, en el segundo caso, o bien, en el último tipo mencionado, la fructificación permanece cerrada durante todo su desarrollo y sólo se abre por un poro o en forma más o menos amplia una vez que se alcanza la madurez completa o casi completa de la parte fértil y de las esporas producidas en esta.

Los basidiomicetes son **peritógamos**, es decir, en ellos la fecundación se efectúa de manera imprecisa en cuanto a un punto y un momento determinados, pues no se forman órganos sexuales ni gametas diferenciados, aunque sí hay somatogamia y cariogamia. Esto se llama **peritogamia**.

Capítulo 4

Clasificación de los Géneros Incluidos en este Libro

REINO FUNGI				
DIVISIÓN MYXOMYCOTA				
Clase	***Subclase***	***Orden***	***Familia***	***Género***
Protosteliomycetes		Protosteliales	Protosteliaceae	*Nematostelium*
				Protosteliopsis
				Protostelium
				Schizoplasmodium
			Cavosteliaceae	*Cavostelium*
				Ceratiomyxella
				Ceratiomyxella
Acrasiomycetes	Acrasiomycetidae	Acrasiales	Acrasiaceae	*Acrasis*
			Guttulinaceae	*Guttulina*
				(=*Pocheina*)
	Dyctiosteliomycetidae	Dyctiosteliales	Dyctiosteliaceae	*Dyctiostelium*
				Polysphondylium
			Acytosteliaceae	*Acytostelium*
Myxomycetes	Ceratiomyxomycetidae	Ceratiomyxales	Ceratiomyxaceae	*Ceratiomyxa*
	Myxogastromycetidae	Echinosteliales	Echinosteliaceae	*Echinostelium*
			Clastodermataceae	*Clastroderma*
				(=*Orthetricha*)
		Liceales	Cribariaceae	*Cribaria*
				Dictydium
			Liceaceae	*Licea*
			Reticulariaceae	*Reticularia*
				(=*Lyceopsis*)
				Tubifera
			Lycogalaceae	*Lycogala*
		Trichiales	Dianemaceae	*Calomyxa*
				(=*Margarita*)
			Trichiaceae	*Arcyria*
				Hemitrichia
				Metatrichia
				Trichia
		Physarales	Physaraceae	*Badhamia*
				Craterium
				Fuligo
				(=*Aethalium*)
				Leocarpus
				Physarella
				Physarum
			Didymiaceae	*Diachea*
				Diderma
				Didymium
		Stemonitales	Stemonitaceae	*Amaurochaete*

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
		(=Amaurochae-tales)		*Comatricha*
				Lamproderma
				Stemonitis
				Octomyxa
Plasmodiophoro-mycetes		Plasmodiophorales	Plasmodiophoraceae	*Plasmodiophora*
				Plasmodiophora
				Polymyxa
				Sorodiscus
				Sorosphaera
				Spongospora
				Tetramyxa
				Woronina

DIVISIÓN EUMYCOTA

Subdivisión Phycomycotina

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
Chytridiomycetes		Chytridiales	Olpidiaceae	*Nucleophaga*
				Olpidium
				Rozella
				Sphaerita
			Synchytriaceae	*Micromyces*
				Synchytrium
			Phlyctidiaceae	*Phlyctidium*
				Phlyctochytrium
				Rhizophydium
				Rhizophlyctis
			Rhizidiaceae	*Polyphagus*
			Cladochytriaceae	*Cladochytrium*
			Physodermataceae	*Physordema*
				Urophlyctis
			Chytridiaceae	*Chytridium*
				Chytriomyces
				Cylindrochytrium
				Endochytrium
			Megachytriaceae	*Megachytrium*
				Nowakowskiella
		Blastocladiales	Blastocladiaceae	*Allomyces*
				Blastocladia
				Blastocladiella
			Coelomomycetaceae	*Coelomomyces*
			Catenariaceae	*Catenaria*
		Monoblepharidales	Monoblepharidaceae	*Gonapodya*
				Monoblepharella
				Monoblepharis
Hyphochytridio-mycetes		Hyphochytriales	Rhizidiomycetaceae	*Rhizidiomyces*
			Anisolpidiaceae	*Anisolpidium*
			Hyphochytriaceae	*Hyphochytrium*
Oomycetes		Saprolegniales	Ectrogellaceae	*Aphanomycopsis*
				Ectrogella
				Eurychasma
				Eurychasmidium
			Thraustochytriaceae	*Thraustochytrium*
			Saprolegniaceae	*Achlya*
				Aphanomyces
				Brevilegnia
				Dictyuchus
				Geolegnia
				Plectospira
				Pythiopsis
				Saprolegnia
				Sommerstorffia

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
				Thraustotheca
		Leptomitales	Rhipidiaceae	*Aqualinderella*
				Araiospora
				Mindeniella
				Rhipidium
				Sapromyces
			Leptomitaceae	*Apodachlya*
				Apodachlyella
				Leptomitus
		Lagenidiales	Lagenidiaceae	*Lagena*
				(=*Lagenocystis*)
				Lagenidium
				Myzocytium
			Olpidiopsidaceae	*Olpidiopsis*
				Petersenia
				Pseudolpidium
				Pseudosphaerita
			Sirolpidiaceae	*Pontisma*
				Sirolpidium
		Peronosporales	Pythiaceae	*Phytophthora*
				Pythiogeton
				Pythium
				Trachysphaera
				Zoophagus
			Peronosporaceae	*Basidiophora*
				Bremia
				Peronospora
				Plasmopara
				Pseudoperonospora
				(=*Peronoplasmopara*)
				Sclerospora
			Peronophythoraceae	*Peronophythora*
			Albuginaceae	*Albugo*
Zygomycetes		Mucorales	Mucoraceae	*Absidia*
				Actinomucor
				Amylomyces
				Chlamydoabsidia
				Circinella
				Gongronella
				Mucor
				Parasitella
				Phycomyces
				Pirella
				Rhizomucor
				Rhizopus
				Spinellus
				Zygorhynchus
				Zyzygites
			Saksenaeaceae	*Saksenaea*
			Pilobolaceae	*Pilaira*
				Pilobolus
				Utharomyces
			Thamnidiaceae	*Cokeromyces*
				Chaetocladium
				Dicranophora
				Helicostylum
				Thamnidium
			Choanephoraceae	*Blakeslea*
				Choanephora
				Gilbertella
			Radiomycetaceae	*Radiomyces*
			Cunninghamellaceae	*Cunninghamella*

Clasificación de los géneros

Clase	Subclase	Orden	Familia	Género
				Mycotypha
			Mortierellaceae	*Hyphomyces*
				Mortierella
			Endogonaceae	*Endogone*
				Gigaspora
				Glaziella
				Glomus
				Rhizophagus
				Sclerocystis
			Piptocephalidaceae	*Piptocephalis*
				Syncephalis
			Syncephalastraceae	*Syncephalastrum*
			Dimargaritaceae	*Dimargaris*
				Dispira
				Spinalia
				Thieghemiomyces
			Kickxellaceae	*Coemansia*
				Kickxella
				Linderina
				Martensella
		Entomophthorales	Entomophthoraceae	*Basidiobolus*
				Completoria
				Conidiobolus
				Entomophthora
				(=*Empusa*)
				Massospora
		Zoopagales	Zoopagaceae	*Acaulopage*
				Acaulospora
				Cystopage
				Stylopage
				Zoopage
			Cochlonemaceae	*Amoebophilus*
				Bdellospora
				Cochlonema
				Endocochlus
				Euryacanle
Trichomycetes		Amoebidiales	Amoebidiaceae	*Amoebidium*
				Paramoebidium
		Eccrinales	Palavasciaceae	*Palavascia*
			Parataeniellaceae	*Lajassiella*
				Parataeniella
			Eccrinaceae	*Arundinula*
				Astreptonema
				(=*Eccrinella*)
				Eccrinidus
				Eccrinoides
				Enterobryus
				Ramacrinella
				Taeniella
		Asellariales	Asellariaceae	*Asellaria*
				Orchesellaria
				Trichoceridium
		Harpellales	Harpellaceae	*Harpella*
			Genistellaceae	*Genistella*
				Genistellospora
				Simuliomyces
				Smittium
				Stipella

Subdivisión Deuteromycotina				
Clase	***Subclase***	***Orden***	***Familia***	***Género***
Blastomycetes		Sporobolomycetales	Sporobolomycetaceae	*Bullera*
				Itersonitia
				Sporobolomyces
				Tilletiopsis
		Cryptococcales	Cryptococcaceae	*Candida*
				Cryptococcus
				Kloeckera
				Phaffia
				Pytirosporum (=*Malassezia*)
				Rhodotorula
				Torulopsis
				Trichosporon
Hyphomycetes		Moniliales	Agonomycetaceae (=Mycelia Sterilia)	*Cenococcum*
				Ozonium
				Papulaspora
				Racodium
				Rhizoctonia
				Sclerotium
				Xylostroma
			Moniliaceae	*Acremonium* (=*Cephalosporium*)
				Acrosporium (=*Oidium*)
				Arthrobotrys
				Aspergillus
				Beauveria
				Blastomyces
				Botrytis
				Chromelosporium (=*Ostracoderma*)
				Coccidioides
				Dactylaria
				Dactylella
				Epidermophyton
				Geotrichum
				Gliocladium
				Harposporium
				Histoplasma
				Leptographium
				Meria
				Metarhizium
				Microsporum
				Monilia
				Mycogone
				Oedocephalum
				Oidiopsis
				Ovulariopsis
				Paecilomyces
				Paracoccidioides
				Penicillium
				Phialocephala
				Phymatotrichopsis (=*Phymatotrichum*)
				Rhynchosporium
				Scopulariopsis
				Sepedonium
				Spiniger
				Sporothrix
				Trichoderma

Clasificación de los géneros

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
				Trichophyton
				Trichothecium
				Verticicladiella
				Verticillium
				Xylocladium (=*Basidiobotrys*)
			Dematiaceae	*Alternaria*
				Arthrinium
				Aureobasidium (=*Pullularia*)
				Bipolaris
				Cercospora
				Chalara (=*Thielaviopsis*)
				Chalaropsis
				Cladosporium
				Curvularia
				Dicyma
				Drechslera
				Exophiala
				Fonsecaea (=*Hormodendrum*)
				Helminthosporium
				Humicola
				Madurella
				Nigrospora
				Orbimyces
				Periconia
				Phialophora
				Pithomyces
				Rhinocladiella (=*Acrotheca*)
				Scedosporium
				Spilocaea
				Stachybotrys
				Stemphylium
				Strumella
				Torula
				Wardomyces
			Stilbellaceae	*Dendrostilbella*
				Doratomyces
				Graphium
				Pesotum
				Stilbella
			Tuberculariaceae	*Epicoccum*
				Fusarium
				Sphacelia
				Starkeyomyces
				Tubercularia
Coelomycetes		Melaconiales	Melaconiaceae	*Asteroma*
				Colletotrichum
				Cylindrosporium
				Discula
				Entomosporium
				Gloeosporium
				Marssonina
				Melanconium
				Monochaetia
				Pestalotia
				Sphaceloma
		Sphaeropsidales	Sphaeropsidaceae	*Cyttariella*
				Dendrophoma

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
				Diplodia
				Macrophoma
				Phoma
				Phomopsis
				Phyllosticta
				Pyrenochaeta
				Septoria
			Zythiaceae	*Aschersonia*
				Endothiella
				Zythia

Subivisión Ascomycotina

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
Hemiascomycetes		Protomycetales	Protomycetaceae	*Mixia*
				Protomyces
				Taphridium
		Endomycetales	Ascoideaceae	*Ascoidea*
				Dipodascopsis
				Dipodascus
			Endomycetaceae	*Endomyces*
				Eremascus
			Saccharomycetaceae	*Debaryomyces*
				Endomycopsis
				Hanseniaspora
				Hansenula
				(=*Citeromyces*)
				Kluyveromyces
				Lipomyces
				Nadsonia
				Pichia
				Saccharomyces
				(=*Mycoderma*)
				Saccharomycodes
				Saccharomycopsis
				Schizosaccharomyces
				Zygosaccharomyces
			Spermophthoraceae	*Ashbya*
				Coccidiascus
				Eremothecium
				Metschnikowia
				(=*Monosporella*)
				Nematospora
				Spermophthora
			Cephaloascaceae	*Cephaloascus*
		Taphrinales	Taphrinaceae	*Taphrina*
Euascomycetes	Plectomycetidae (plectomicetes)	Ascosphaerales	Ascosphaeraceae	*Ascosphaera*
				(=*Pericystis*)
		Eurotiales	Cephalothecaceae	*Cephalotheca*
			Monascaceae	*Monascus*
			Thermoascaceae	*Thermoascus*
				(=*Dactylomyces*)
			Amorphothecaceae	*Amorphotheca*
			Gymnoascaceae	*Ajellomyces*
				Arthroderma
				Eidamella
				Emmonsiella
				Gymnoascus
				Nannizia
				Xylogone
			Eurotiaceae	*Byssochlamys*
				Emericella
				Emericellopsis

Clasificación de los géneros

Clase	Subclase	Orden	Familia	Género
				Eurotium
				Eupenicillium (=*Carpenteles*)
				Neosartorya (=*Sartorya*)
				Petriellidium (=*Allescheria*)
				Talaromyces
		Microascales	Microascaceae	*Microascus*
			Ophiostomataceae	*Ceratocystis*
	Pyrenomycetidae (pirenomicetes)	Erysiphales	Erysiphaceae	*Erysiphe*
				Leveillula
				Microsphaera
				Phyllactinia
				Pleochaeta
				Podosphaera
				Sphaerotheca
				Uncinula
		Meliolales	Meliolaceae	*Amazonia*
				Appendiculella
				Asteridiella
				Irenopsis
				Meliola
		Chaetomiales	Chaetomiaceae	*Achaetomiella*
				Ascotricha
				Chaetomidium
				Chaetomium
				Lophotrichus
		Melanosporales	Melanosporaceae	*Melanospora*
			Thielaviaceae	*Thielavia*
		Xylariales (=Sphaeriales)	Sordariaceae	*Gelasinospora*
				Neurospora
				Podospora
				Sordaria
			Phyllachoraceae	*Phyllachora*
			Xylariaceae	*Camillea*
				Chaetoceratostoma
				Daldinia
				Hypoxylon
				Nummularia
				Podosordaria
				Poronia
				Xylaria (=*Xylosphera*)
			Diatrypaceae	*Diatrype*
				Diatrypella
				Eutypa
				Eutypella
		Diaporthales	Diaporthaceae	*Diaporthe*
				Endothia
				Glomerella
				Gnomonia
		Hypocreales	Hypocreaceae	*Giberella*
				Hypocrea
				Hypomyces
				Nectria
				Neocosmopora
		Clavicipitales	Clavicipitaceae	*Claviceps*
				Cordyceps
		Coryneliales	Coryneliaceae	*Caliciopsis*
				Corynelia
				Coryneliospora

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
				Lagenulopsis
				Tripospora
		Coronophorales	Coronophoraceae	*Bertia*
				Coronophora
				Nitschkea
	Discomycetidae	Phacidiales	Rhytismataceae	*Rhytisma*
	(discomicetes)		Phacidiaceae	*Cryptomycina*
				Phacidium
				Rhabdocline
			Cryptomycetaceae	*Cryptomyces*
				Potebniamyces
			Hypodermataceae	*Hipodermella*
				Lophodermium
		Ostropales	Ostropaceae	*Ostropa*
				Stictis
				Vibrissea
		Helotiales	Sclerotiniaceae	*Gloeotinia*
				Monilinia
				Sclerotinia
				Stromatinia
			Dermateaceae	*Diplocarpon*
				Pseudopeziza
				Pyrenopeziza
			Helotiaceae	*Bulgaria*
				Calycella
				Leotia
			Geoglossaceae	*Cudonia*
				Geoglossum
				Mitrula
				Spathularia
				Trichoglossum
		Cyttariales	Cyttariaceae	*Cyttaria*
		Pezizales	Sarcoscyphaceae	*Cookeina*
				Phillipsia
				Sarcoscypha
			Sarcosomataceae	*Plectania*
				Sarcosoma
				(=*Galiella*)
				Urnula
			Ascobolaceae	*Ascobolus*
				Ascodesmis
				Saccobolus
			Pyronemataceae	*Aleuria*
				Otidea
				Pyronema
				Scutellinia
				(=*Ciliaria*)
			Pezizaceae	*Galactinia*
				Peziza
				Platella
				Pustularia
				Sarcosphaera
			Helvellaceae	*Gyromytra*
				Helvella
				Paxina
				(=*Acetabula*)
				Underwoodia
			Morchellaceae	*Disciotis*
				Morchella
				Ptychoverpa
				Verpa
		Tuberales	Tuberaceae	*Tuber*

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
				Elaphomyces
				Genea (=*Myrmecocystis* y *Genabea*)
			Terfeziaceae	*Terfezia*
				Tiermania
Laboulbeniomycetes		Laboulbeniales	Ceratomycetaceae	*Ceratomyces*
			Laboulbeniaceae	*Herpomyces*
				Laboulbenia
				Stigmatomyces
			Peyritschiellaceae	*Peyritschiella*
		Spathulosporales	Spathulosporaceae	*Spathulospora*
Loculoascomycetes		Myriangiales	Myriangiaceae	*Elsinoe*
				Myriangium
			Saccardinulaceae	*Piedraia*
		Pleosporales	Sporormiaceae	*Sporormia*
				Sporormiella
			Pleosporaceae	*Cochliobolus*
				Leptosphaeria
				Pleospora
				Pyrenophora
			Venturiaceae	*Apiosporina* (=*Dibotryon*)
				Venturia
			Botryosphaeriaceae	*Botryosphaeria*
		Dothideales	Dothideaceae	*Dothidea*
				Guignardia
				Mycosphaerella
			Capnodiaceae	*Archaetobotrys*
				Capnodium
				Limacinia
			Pseudosphaeriaceae	*Leptosphaerulina*
			Dothioraceae	*Bagnisiella*
				Endothiora
		Hysteriales	Hysteriaceae	*Actidium*
				Glonium
				Hysterium
				Hysterographium
				Lophium
				Mytilidion
		Hemisphaeriales (=Microthyriales)	Microthyriaceae	*Dothidella*
				Microthyrium
			Trichopeltinaceae	*Trichopeltum*
			Munkiellaceae	*Munkiella*
				Vizella
			Micropeltidaceae	*Micropeltis*
			Asterinaceae	*Asterina*
			Aulographaceae	*Aulographum*
			Brefeldiellaceae	*Brefeldiella*
			Parmulariaceae	*Parmularia*
			Stephanothecaceae	*Stephanotheca*
			Schizothyriaceae	*Schizothyrium*
			Leptopeltidaceae	*Leptopeltis*

Subdivisión Basidiomycotina

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
Heterobasidiomycetes		Urediniales	Pucciniaceae	*Gymnosporangium*
				Hemileia
				Phragmidium
				Puccinia
				Uromyces
			Melampsoraceae	*Cronartium*

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
			Coelosporiaceae	*Coelosporium*
		Ustilaginales	Ustilaginaceae	*Aessosporon*
				Farysia
				Filobasidiella
				Filobasidium
				Rhodosporidium
				Sphacelotheca
				Ustilago
			Tilletiaceae	*Entorrhiza*
				Entyloma
				Tilletia
				Urocystis
			Graphiolaceae	*Graphiola*
		Tremellales	Dacrymycetaceae	*Calocera*
				Dacrymyces
				Dacryopinax
			Tremellaceae	*Ductifera*
				Exidia
				Phlogiotis
				Pseudohydnum
				Tremella
			Auriculariaceae	*Auricularia*
				Eocronartium
				Helicobasidium
				Jola
			Septobasidiaceae	*Septobasidium*
			Tulasnellaceae	*Metabourdotia*
				Pseudotulasnella
				Tulasnella
			Ceratobasidiaceae	*Ceratobasidium*
Holobasidiomy-cetes	Hymenomycetidae (himenomicetes)	Exobasidiales	Exobasidiaceae	*Exobasidium*
		Brachybasidiales	Brachybasidiaceae	*Brachybasidium* (=*Kordyana*)
		Agaricales	Boletaceae	*Boletus*
				Strobilomyces
				Suillus
				Tylopilus
				Xerocomus
			Russulaceae	*Lactarius*
				Russula
			Coprinaceae	*Coprinus*
				Panaeolus
			Agaricaceae	*Agaricus*
			Lepiotaceae	*Chlorophyllum*
				Lepiota
				Leucoagaricus
				Macrolepiota
			Rhodophyllaceae	*Clitopilus*
				Entoloma
				Rhodophyllus
			Volvariaceae	*Volvariella*
			Cortinariaceae	*Cortinarius*
				Galerina
				Hebeloma
				Inocybe
			Strophariaceae	*Agrocybe*
				Kuehneromyces
				Naematoloma
				Pholiota
				Psilocybe
				Stropharia
			Hygrophoraceae	*Hygrocybe*

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
				Hygrophorus
			Amanitaceae	*Amanita*
				Amanitopsis
			Tricholomataceae	*Armillariella*
				Clitocybe
				Collybia
				Cortinellus
				Flammulina
				Laccaria
				Lentinus
				Lepista
				Lyophyllum
				Marasmius
				Melanoleuca
				Mycena
				Omphalotus
				Oudemansiella
				Pleurotus
				Tricholoma
		Aphyllophorales (=Polyporales)	Clavariaceae	*Clavaria*
				Clavariadelphus
				Clavicorona
				Clavulina
				Ramaria
			Schizophyllaceae	*Schizophyllum*
			Corticiaceae	*Corticium*
				Peniophora
				Trechispora
			Sparassidaceae	*Sparassis*
			Stereaceae	*Stereum*
			Cantharellaceae	*Cantharellus*
				Gomphus
			Hydnaceae	*Auriscalpium*
				Dentinum
				Echinodontium
				Hericium
				Hydnum
				Sarcodon
			Polyporaceae	*Amauroderma*
				Coniophora
				Coriolus
				Daedalea
				Fomes
				Ganoderma
				Gloeophyllum
				Heterobasidion
				Hexagonia
				Irpex
				Laetiporus
				Lenzites
				Merulius
				Polyporus
				Polystictus
				Poria
				Pycnoporus
				Serpula
				Spongipellis
				Ungulina
	Gasteromycetidae (gasteromicetes)	Hymenogastrales	Hymenogastraceae	*Hymenogaster*
				Rhizopogon
			Secotiaceae	*Endoptychum*
				Montagnea

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
				Secotium
		Podaxales	Podaxaceae	*Podaxis*
		Lycoperdales	Lycoperdaceae	*Bovista*
				Calvatia
				Lycoperdon
				Vascellum
			Geastraceae	*Geastrum*
		Sclerodermatales	Sclerodermataceae	*Pisolithus*
				Scleroderma
			Astraeaceae	*Astraeus*
				Myriostoma
		Tulostomatales	Calostomataceae	*Calostoma*
			Tulostomataceae	*Battarraea*
				Battarreoides
				Tulostoma
		Nidulariales	Nidulariaceae	*Crucibulum*
				Cyathus
				Nidula
				Nidularia
			Sphaerobolaceae	*Sphaerobolus*
		Phallales	Clathraceae	*Clathrus*
				Linderia
				(=*Colonnaria*)
			Phallaceae	*Dictyophora*
				Mutinus
				Phallus

DIVISIÓN LICHENES (LÍQUENES)

Subdivisión Deuterolichenes (Lichenes Imperfecti o deuterolíquenes)

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
			Leprariaceae	*Lepraria*

Subdivisión Ascolichenes (Ascolíquenes)

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
Hymenoasco-lichenes		Caliciales	Caliciaceae	*Calicium*
				Sphinctrina
			Cypheliaceae	*Cyphelium*
			Sphaerophoraceae	*Sphaerophorus*
		Lecanorales	Collemaceae	*Collema*
				Leptogium
			Lichinaceae	*Ephebe*
			(=Ephebaceae)	*Lichina*
			Peltigeraceae	*Nephroma*
				Peltigera
				Solorina
			Stictaceae	*Lobaria*
				Pseudocyphelaria
				Sticta
			Lecideaceae	*Lecidea*
				Psora
				Rhizocarpon
			Lecanoraceae	*Candelariella*
				Haematomma
				Lecanora
				Ochrolechia
				Placopsis
				Rhizoplaca
			Acarosporaceae	*Acarospora*
			Pertusariaceae	*Pertusaria*
			Umbilicariaceae	*Omphalodium*
			(=Gyrophoraceae)	*Umbilicaria*

Clasificación de los géneros

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
				(=*Gyrophora*)
			Parmeliaceae	*Cetraria*
				Hypogymnia
				Parmelia
				(=*Parmotrema*)
				Pseudevernia
			Candelariaceae	*Candelaria*
				Candelina
			Physciaceae	*Anaptychia*
				Buellia
				Physcia
			Teloschistaceae	*Caloplaca*
				Teloschistes
				Xanthoria
			Usneaceae	*Alectoria*
				Evernia
				Letharia
				Ramalina
				Usnea
			Cladoniaceae	*Baeomyces*
				Cladonia
				(=*Cladina*)
				Stereocaulon
		Graphidiales	Graphidiaceae	*Graphis*
		Hysteriales	Arthoniaceae	*Arthonia*
				Arthothelium
				Cryptothecia
				Stirtonia
Loculoascolichenes		Hysteriales	Opegraphaceae	*Chiodecton*
				Enterographa
				Helminthocarpon
				Mazosia
				Opegrapha
			Rocellaceae	*Roccella*
		Pyrenulales	Pyrenulaceae	*Pyrenula*
			Verrucariaceae	*Dermatocarpon*
				Verrucaria
			Strigulaceae	*Porina*
				Strigula

Subdivisión Basidiolichenes (Basidiolíquenes)

Clase	*Subclase*	*Orden*	*Familia*	*Género*
Holobasidio-mycetes	Hymenomycetidae	Aphyllophorales	Coraceae	*Cora*
			Dictyonemaceae	*Dictyonema*
		Agaricales	Tricholomataceae	*Omphalina*

Géneros de posición taxonómica incierta

				Dermocystidium
				(=*Labyrinthula*)
				Loboa
				Rhinosporidium

Hongos mucilaginosos

Capítulo 5

División Myxomycota

CARACTERES GENERALES

A esta división se la ha denominado también Myxophyta, Myxomycophyta y Phytosarcodina. Los organismos incluidos en este grupo taxonómico reciben los nombres comunes de mixomicota, mixofitas, fitosarcodinos y hongos viscosos, mucosos o mucilaginosos. Como se indicó, algunos autores los incluyen en el fílum Protozoa, como integrantes del orden **Mycetozoa** (mycetozoos, micetozoarios u hongos animales) del subfílum Sarcomastigophora (protozoarios con flagelos o seudópodos; en ocasiones con ambos).

Los Myxomycota han sido un punto de discusión entre los biólogos debido a que presentan características comunes a las plantas y a los animales; por tanto, son estudiados indistintamente por los botánicos y los zoólogos y más concretamente por los protistólogos, los protozoólogos y los micólogos. Comprenden organismos desnudos en todas sus fases vegetativas, ya que en estas carecen de cápsulas de secreción o pared celular. Estos organismos son de respiración aerobia; carecen de clorofila y por tanto son de nutrición heterótrofa, en su mayor parte saprobios, aunque algunos son parásitos de plantas superiores; generalmente ingieren partículas alimenticias englobándolas por medio de seudópodos (nutrición **holozoica**), con excepción de los parásitos que se nutren sólo por ósmosis, mediante la cual absorben directamente las sustancias alimenticias que toman del hospedante.

Forman masas protoplasmáticas multinucleadas que representan su fase vegetativa más característica, y que reciben el nombre de **plasmodios**. Generalmente, esta fase está precedida por fases uninucleadas de movimiento ameboide que corresponden a las mixamebas, o de movimiento flagelar, cuyos representantes reciben los nombres de mixozoosporas, mixomónades, mixoflagelados o células flageladas; las células de esta fase flagelada son piriformes, ovoides o elípticas y generalmente presentan dos flagelos de tipo látigo, aunque con frecuencia parecen tener sólo un flagelo, porque el otro es más pequeño y se adhiere al cuerpo celular; no obstante, en varios casos sólo se ha podido demostrar la presencia de un flagelo y ocasionalmente se desarrollan mixozoosporas con varios flagelos.

Hay tres clases de plasmodios en los mixomicotas, según su origen: *a)* plasmodios típicos o masas protoplasmáticas multinucleadas que se originan de la división nuclear en células inicialmente uninucleadas, sin que se presente división del citoplasma, el cual, no obstante, puede aumentar su volumen considerablemente por asimilación de sustancias nutritivas, pues los plasmodios son fases tróficas de los mixomicota; *b)* plasmodios de fusión, **sincicios** o **síncitos**, que resultan de la unión íntima y fusión total de células ameboides uninucleadas (mixamebas), por la desaparición de sus membranas. También hay fusión de plasmodios y de estos con mixamebas, y *c)* plasmodios de agregación o **seudoplasmodios**, que se forman por la agregación de mixamebas sin que estas pierdan su individualidad.

Los plasmodios típicos y los plasmodios de fusión pueden crecer por la unión de otros plasmodios y por la división de los núcleos que forman parte de ellos, en tanto que los plasmodios de agregación crecen mediante la división independiente de las células que los constituyen o por la unión de contigüidad con otras mixamebas; estos también presentan nutrición holozoica, como la mayor parte de los plasmodios de los mixomicota, pero las sustancias alimenticias pasan por ósmosis de unas células a otras.

Por el modo en que se forman las fructificaciones, los plasmodios pueden ser holocárpicos y eucárpicos. Los plasmodios **holocárpicos** son aquellos que fructifican totalmente, convirtiéndose en estructuras reproductoras como los **esporangios**, y que proceden del crecimiento y cariodiéresis sucesiva de una mixameba o de un cigoto ameboide (amebocigoto). Estos plasmodios pueden ser parásitos de plantas superiores, caso en el que no forman esporangios delimitados por una pared propia, sino que las esporas quedan sueltas o agrupadas en forma definida, según las especies, en el interior de las células de los hospedantes donde se desarrolló el plasmodio que les dio origen. Los plasmodios **eucárpicos**, por el contrario, sólo forman estructuras reproductoras en ciertas porciones de los mismos, y pueden continuar sus funciones somáticas, al menos parcialmente, mientras no se agote su actividad protoplasmática. Este último tipo de plasmodios se presenta en la mayor parte de los mixomicotas.

Por las características de las fases vegetativas o **tróficas**, los mixomicotas concuerdan con los protozoarios, pero en las fases reproductoras tienen más

semejanzas con los vegetales, pues forman esporas con una pared celular bien definida que, en ocasiones, contiene celulosa y carece de quitina, aunque también puede presentar queratina y, en mayor proporción y con más frecuencia, está constituida por un polímero de galactosamina. Además, casi siempre se desarrollan cuerpos fructíferos cuya morfología es típica para cada especie; generalmente, estas estructuras corresponden a esporangios y son análogas a las fructificaciones de muchos hongos verdaderos o eumicotas del grupo de los ficomicetes.

Aunque los mixomicotas tienen semejanzas morfológicas con ciertos grupos de protozoarios y de hongos verdaderos, sus relaciones filogenéticas no son bien conocidas; es probable que no tengan parentesco directo con estos organismos y que sólo concuerden con ellos en apariencia debido a una evolución convergente. Según esto, la inclusión de los mixomicotas en un tratado de micología sería justificada sólo por tradición y conveniencia didáctica. No obstante, parece haber relaciones filogenéticas entre las divisiones Myxomycota y Eumycota a través de la clase Plasmodiophoromycetes, la cual es colocada, según los autores, en una o en otra de esas divisiones, pues los miembros de dicha clase comparten caracteres de ambas. En este libro, la clase Plasmodiophoromycetes será incluida en la división Myxomycota, debido a que los representantes de esa clase forman plasmodios, y por otros caracteres que serán indicados al tratar de la clase correspondiente.

Los mixomicotas son microscópicos o macroscópicos; generalmente tienen el aspecto de masas mucosas, de tamaño variable, en la fase vegetativa plasmodial, y en su fase reproductora casi siempre forman fructificaciones pequeñas, microscópicas, más frecuentemente milimétricas, aunque a veces son microscópicas o, por el contrario, llegan a medir varios centímetros; con frecuencia presentan diversas formas y coloraciones combinadas en arreglos de peculiar y delicada belleza. Aunque carecen de clorofila, es común la presencia de pigmentos de diversos colores, por ejemplo, rojos, anaranjados, amarillos, azules, violáceos, morenos o negros, en gran variedad de matices y tonalidades. Almacenan glucógeno y grasas como sustancias de reserva y, muchas veces, las fructificaciones tienen inclusiones de carbonato de calcio.

La reproducción asexual se efectúa mediante la bipartición cariocinética de mixozoosporas y de mixamebas (protoplastos flagelados y ameboides, respectivamente), que se dividen varias veces en forma más o menos sucesiva y continua hasta el momento en que unas u otras, o ambas, adquieren carácter sexual y se transforman en gametas, o bien en formas de resistencia llamadas **microcistes** o **microquistes**, provistas de pared celular, capaces de soportar condiciones adversas del medio, para germinar nuevamente como mixozoosporas o como mixamebas desnudas cuando se restablecen las condiciones favorables en su hábitat. Por otra parte, los plasmodios pueden fragmentarse y continuar su vida vegetativa, o se transforman en esclerocios, que también son capaces de resistir los factores desfavorables del ambiente debido a que presentan una pared gruesa.

La reproducción sexual se realiza por la copulación isogámica de zoogametas o de amebogametas que, al fusionarse por pares, originan amebocigotos que forman plasmodios. Estos pueden mantenerse en vida vegetativa durante un lapso más o menos largo y, en ciertos casos, alcanzan un tamaño considerable (varios centímetros) debido a la división sincrónica repetida de sus núcleos, a la fusión de otros plasmodios y a la agregación de nuevos protoplastos uninucleados de la misma especie. En ocasiones, las mixamebas originan directamente un plasmodio con núcleos haploides, que más tarde se comportan como gametas (cariogametas), pero más comúnmente se unen por pares las mixozoosporas (zoogametas) o las mixamebas (amebogametas) y forman cigotos (amebocigotos), que crecen por división cariocinética repetida de su núcleo; con frecuencia, varios cigotos se fusionan a estos plasmodios en crecimiento, o bien varios cigotos se unen para formar plasmodios con núcleos diploides. La meiosis de estos últimos se efectúa cuando los plasmodios fructifican.

Los plasmodios forman fructificaciones (esporangios) que producen esporas inmóviles (aplanosporas) haploides, provistas de pared celular, que al germinar, ya sea por un poro o por fragmentación de la pared celular, dejan escapar sus correspondientes protoplastos, que son las mixozoosporas o las mixamebas antes mencionadas. En ciertos casos, como en los representantes de la clase Protosteliomycetes, se desconocen los procesos relacionados con la sexualidad.

Por lo indicado, se deduce que los mixomicotas presentan un ciclo biológico más o menos complejo, con las fases haploide y diploide bien definidas. Generalmente, en dicho ciclo se presentan fenómenos sexuales característicos. La fecundación es isogámica y antecede a la formación de la masa plasmodial (fusión de zoogametas o de amebogametas), o bien se presenta después de la formación del plasmodio y en este caso consiste en la fusión por pares de los núcleos haploides (cariogametas); después, la meiosis se efectúa en la fructificación al formarse las aplanosporas, que son haploides y tienen funciones de reproducción y resistencia.

DISTRIBUCIÓN Y MEDIOS EN QUE VIVEN

Los representantes de los mixomicotas son generalmente cosmopolitas, pero algunos sólo prosperan en regiones y hábitat restringidos; su distribución depende del pH, del tipo de sustrato y de otros factores, pero principalmente de la humedad y de la temperatura ambientales.

En su mayor parte, se desarrollan como saprobios sobre restos orgánicos en descomposición, por ejem-

plo, madera, hojas, frutos, excrementos de animales y tierras ricas en humus; son más comunes en sitios húmedos y sombríos de los bosques durante la época de lluvias, especialmente en las barrancas, debajo de las piedras, en las grietas de las rocas, entre los musgos y, en particular, sobre cortezas, ramas y troncos muy húmedos de los árboles muertos o vivos. Algunas especies son parásitas de ciertas plantas fanerógamas a las que causan enfermedades de importancia agrícola.

IMPORTANCIA

Con excepción de los Plasmodiophoromycetes, parásitos de plantas superiores, a las que causan enfermedades que afectan ciertos cultivos, como el de la col y la papa, los mixomicotas se consideran de poca importancia económica. No obstante, los representantes de esta división son importantes en otros aspectos, pues debido a sus actividades biológicas y amplia distribución en la naturaleza constituyen un eslabón relevante de la trama ecológica en los hábitat donde se desarrollan.

Los plasmodios de algunas especies, por ejemplo los de *Physarum cinereum* y *Fuligo septica*, ocasionan molestias o despiertan curiosidad y preocupación cuando crecen considerablemente, extendiéndose varios decímetros y hasta más de un metro en los prados de parques y jardines, como masas blandas, mucilaginosas que, en la primera especie mencionada, son de color azuloso y en la segunda de color amarillo; esta última también causa problemas en la industria peletera cuando se desarrolla en las cubas de las tenerías. Aunque con poca frecuencia, los plasmodios también pueden deslizarse sobre las plantas ornamentales sofocándolas, o por lo menos dándoles un aspecto desagradable.

Diversos representantes de esta división han sido seleccionados como herramientas experimentales en estudios de **morfogénesis**, citología, genética, bioquímica y biofísica. Las especies del género *Dictyostelium*, por ejemplo *D. discoideum*, han sido muy útiles en las investigaciones sobre diferenciación celular, con base en el estudio de las causas que determinan la agregación de las mixamebas para formar seudoplasmodios, así como de la morfogénesis de las fructificaciones a expensas de estos.

Los plasmodios de los mixomicotas constituyen masas relativamente puras de protoplasma que pueden obtenerse en abundancia, por lo que en ellas se facilita el estudio de la fisiología de la materia viviente, tanto con un enfoque teórico como práctico; por ejemplo, *Physarum polycephalum* ha sido utilizado para estudiar el ciclo mitótico durante la división sincrónica de los núcleos de sus plasmodios, con objeto de extrapolar los resultados obtenidos hacia las investigaciones que tratan de explicar los procesos del cáncer, derivados de alteraciones en los mecanismos de la mitosis.

CLASIFICACIÓN

La división Myxomycota comprende cuatro clases: Protosteliomycetes, Acrasiomycetes, Myxomycetes y Plasmodiophoromycetes, con los siguientes caracteres fundamentales.

- Clase Protosteliomycetes. Con verdaderos plasmodios de vida libre que se forman de la división repetida del núcleo de las mixamebas. Hasta ahora, la reproducción sexual no ha sido registrada.
- Clase Acrasiomycetes. Con seudoplasmodios que resultan de la agregación de mixamebas.
- Clase Myxomycetes. Con verdaderos plasmodios de vida libre formados después de la fusión sexual de mixamebas, es decir, de la división repetida del núcleo de los amebocigotos. Además, los amebocigotos se pueden fusionar entre ellos y con plasmodios jóvenes de la misma especie.
- Clase Plasmodiophoromycetes. Con verdaderos plasmodios, que son parásitos obligados intracelulares de plantas vasculares, algas y hongos. A veces se incluye en la división Mastigomycota, que con frecuencia se incorpora en la división Eumycota separándola de los Myxomycota.

En la actualidad, algunos autores elevan tres de las cuatro clases mencionadas a categorías taxonómicas del rango de phylum (fílum o división), que son las siguientes: Acrasiomycota, Myxomycota y Plasmodiophoromycota, quedando los representantes de la clase Protosteliomycetes incluidos en Myxomycota. Varios micólogos clasifican en la división Myxomycota a los organismos marinos y algunos dulceacuícolas y terrestres, saprobios o parásitos de algas (*Ulva*, *Cladophora*, *Laminaria*) y de otras plantas acuáticas (*Zoostera marina*), que son llamados redes viscosas o labirintúlidos (como *Labyrinthula* y *Labyrinthorhiza*) de la clase Hydromyxomycetes y del orden Labyrinthulales; pero en ciertos tratados de biología y de protozoología estos son clasificados en un fílum independiente denominado Labyrinthulamycota. En el presente libro no son descritos los últimos organismos mencionados debido a que sus afinidades filogenéticas son imprecisas. Por otra parte, todos los grupos taxonómicos citados en este párrafo con frecuencia son considerados protoctistas, es decir, del reino Protoctista, y por tanto independientes del reino Fungi; no obstante, en este libro se consideran dentro de este último reino a los representantes de la división Myxomycota (que comprende las cuatro clases antes definidas) más por tradición que por sus relaciones fi-

logenéticas, como lo hacen Alexopoulos y Mims.

CLASE PROTOSTELIOMYCETES

En ocasiones, los miembros de esta clase son clasificados junto con los de la clase Myxomycetes, en la subdivisión Plasmodiogymnomycotina, por compartir la característica de que sus mixamebas (protoplastos ameboides) no se agregan para constituir un seudoplasmodio, sino que esporulan directamente o forman plasmodios que producen fructificaciones llamadas esporocarpos o esporóforos. Por otra parte, también han sido incluidos en la clase Acrasiomycetes debido a la simplicidad de su talo y a la ausencia de células flageladas en algunas de sus especies. Aquí son tratados en una clase intermedia entre las otras dos clases mencionadas, pero es oportuno indicar que constituyen un grupo heterogéneo aún mal conocido y difícil de delimitar, lo que es fácil de comprender si se anota que las primeras especies del mismo se empezaron a conocer recientemente (desde 1960).

Las formas plasmodiales, cuyas mixamebas no esporulan directamente, como las formas no plasmodiales, presentan una fase vegetativa plasmodial desnuda (fase trófica), siempre microscópica y con corrientes intracitoplasmáticas unidireccionales, además de otra fase vegetativa o trófica representada por mixamebas, y a veces también por mixozoosporas. Las mixamebas son desnudas, desde uninucleadas hasta multinucleadas. Las mixozoosporas, que son las formas ameboflageladas, pueden tener uno o varios flagelos, pero con más frecuencia cuentan con dos flagelos, ya sea de la misma o de diferente longitud; en este último caso, ambos flagelos salen juntos de la célula y uno de ellos puede ser muy corto e inconspicuo. Las mixozoosporas, cuando se presentan, pierden sus flagelos y se transforman en mixamebas con seudópodos agudos; estas, al dividir su núcleo o sus núcleos, pueden dar origen a plasmodios, con frecuencia reticulados, y que también presentan seudópodos agudos.

Los esporóforos (fase reproductora) son microscópicos y tienen un número reducido de esporas, a veces sólo una. Las paredes, tanto de los esporóforos como de las esporas, probablemente contienen celulosa. En algunos casos las mixamebas pueden esporular directamente.

Los Protosteliomycetes tienen una distribución cosmopolita. Son microscópicos y por tanto inconspicuos a simple vista, pero su presencia es común y pueden llegar a ser abundantes en restos vegetales, como cortezas de árboles, tallos, hojas, flores y frutos, así como en estiércol de diversos animales. La clase comprende sólo el orden Protosteliales.

Orden Protosteliales

Las especies de este orden que no presentan mixozoosporas o células flageladas se clasifican en la familia Protosteliaceae, y las que presentan dichas células quedan incluidas en la familia Cavosteliaceae. Ambas familias comprenden especies que desarrollan plasmodios y especies que no los forman. Algunos autores añaden la familia Ceratiomyxaceae, pero aquí será tratada dentro de la clase Myxomycetes; esto indica que dicha familia puede ser considerada intermedia entre esta última clase y la clase Protosteliomycetes.

En la familia Protosteliaceae se incluyen, por ejemplo, los géneros *Protostelium*, *Protosteliopsis*, *Nematostelium* y *Schizoplasmodium*; y la familia Cavosteliaceae comprende los géneros *Ceratiomyxella*, *Cavostelium* y *Protosporangium*.

Protostelium comprende especies cuyo estado vegetativo o trófico está representado por mixamebas uninudeadas, binucleadas o plurinucleadas; en su estado reproductor, dichas especies forman esporas deciduas, es decir, fácilmente separables del pedúnculo de la fructificación. Generalmente cada esporocarpo produce una sola espora con un ensanchamiento basal, o **apófisis** más o menos desarrollado, según las especies. *P. mycophaga* (fig. 44), descubierto en 1960, fue el primer protosteliomicete conocido; presenta una pigmentación anaranjada y se desarrolla sobre cultivos de levaduras o en medios de agar a los que se adicionan levaduras o esporas de hongos, ya sea vivas o muertas. Otras especies, como *P. zonatum* y *P. arachisporum*, se desarrollan en estructuras vegetales inertes aún fijas a la planta.

Protosteliopsis comprende sólo a la especie *P. fimicola*, común en el suelo y en el estiércol de varios tipos de animales. Al contrario de las especies del género anterior, tiene esporas sin apófisis y persistentes sobre sus pedúnculos.

En *Nematostelium* el estado trófico es un plasmodio reticulado. Los esporocarpos tienen pedúnculos largos en cuyos correspondientes ápices ensanchados o apófisis se presenta una espora plurinucleada caduca. *N. ovatum* (fig. 42) forma esporas ovoides y se desarrolla en el suelo y en el humus, en tanto que *N. gracile* tiene esporas esféricas y se encuentra en partes muertas de vegetales.

Schizoplasmodium comprende una sola especie, *S. cavostelioides* (fig. 43), que también presenta un plasmodio reticulado y esporas plurinucleadas con apófisis, pero dichas esporas están situadas sobre cortos pedúnculos y son arrojadas con violen cia cuando alcanzan la madurez. Es común sobre partes marchitas, casi muertas, de diversas plantas (flores y frutos) e inflorescencias de gramíneas.

Ceratiomyxella comprende sólo una especie, *C. tahitiensis*. Esta pasa por fases vegetativas de mixamebas, mixozoosporas y plasmodios reticulados; forma esporocarpos con pedúnculos celulósicos delgados, huecos y más o menos largos, sobre cada uno de los cuales se presenta una espora plurinucleada, caduca y con apófisis en la base, que al germinar produce ocho células flageladas o mixozoosporas. Se ha encontrado sobre gramíneas muertas, vainas de legumi-

nosas e inicialmente sobre el pedúnculo de un fruto de toronja en Tahití.

Cavostelium presenta fases vegetativas de mixamebas, mixozoosporas y plasmodios, pero estos no son reticulados; tiene esporocarpos con pedúnculos cortos. El pedúnculo termina en una apófisis que sostiene un esporangio globoso apical, con una o dos esporas esferoidales. La pared de estas esporas es finamente punteada y tiene una estructura compleja. Las dos únicas especies que comprende, *C. apophysatum* y *C. bisporum*, son cosmopolitas y se desarrollan en partes casi marchitas de diversas plantas.

Protosporangium incluye especies que se desarrollan sobre cortezas de árboles y madera podrida. El ciclo biológico de dichas especies es relativamente sencillo; comprende varias fases vegetativas o tróficas y una fase reproductora de esporulación (fig. 41). Las fases vegetativas están representadas por protoplastos uninucleados que constituyen mixozoosporas (células flageladas con uno o dos flagelos) y mixamebas; además, por protoplastos plurinucleados que son plasmodios ameboides, vermiformes o filamentosos, pero nunca reticulados. Estos plasmodios se fragmentan en protoplastos generalmente uninucleados; cada uno de estos es una célula denominada prespórica o prespora porque con ella se inicia la fase de reproducción por esporas, pues dicha célula da origen a un esporocarpo que está formado por un pedúnculo tubular, largo y delgado, cuyo extremo sostiene un esporangio globoso, persistente, que casi siempre contiene de dos a cuatro esporas y, ocasionalmente, de una a ocho esporas. Los esporangios contienen cuatro esporas en *P. fragile*, en tanto que el número de estas varía de dos a ocho en *P. articulatum*. Cuando existe una sola espora, esta es tetranucleada; si hay dos esporas por esporangio, cada una de ellas es binucleada, y en caso de presentarse de cuatro a ocho esporas en el esporangio, estas son uninucleadas; no obstante, en todos los casos se originan ocho mixozoosporas a expensas de las esporas de un esporangio debido a que, por ejemplo, si hay una espora tetranucleada o dos esporas binucleadas en el mismo, como es el caso de *P. bisporum* (fig. 41), los núcleos se dividen en forma conjugada, de manera que al germinar cada una de estas esporas produce de ocho a cuatro protoplastos, respectivamente, los cuales se transforman en células flageladas que inician una nueva fase vegetativa.

La pared finamente punteada de las esporas de *Cavostelium* y la compleja ultraestructura de la misma, semejante a la que presentan los diminutos mixomicetes del género *Echinostelium*, permiten suponer que dichos mixomicetes pudieron haberse originado de los protosteliomicetes. También se advierten relaciones entre las clases Protosteliomycetes y Myxomycetes por la formación de esporangios con cuatro a ocho esporas en algunas especies del último género mencionado y, además, por la fase vegetativa vermiforme o filamentosa que se presenta tanto en *Protosporangium* como en los mixomicetes del género *Ceratiomyxa*. Este último género, por otra parte, también tiene semejanza con *Protosporangium* y con *Ceratiomyxella* en la formación de ocho células flageladas uninucleadas como producto de la germinación del esporangio o de la espora, respectivamente, según la explicación antes expuesta.

CLASE ACRASIOMYCETES

También se denomina Acrasieae. Comprende especies que reciben los nombres comunes de acráseas y de hongos acrasios o acrasieos, u hongos viscosos celulares. Generalmente no presentan mixozoosporas, pero tienen esporas de resistencia que al germinar dan origen a mixamebas fagótrofas que engloban bacterias en forma holozoica y forman vacuolas digestivas. Las mixamebas se multiplican repetidamente y viven separadas durante mucho tiempo, de manera que representan la fase vegetativa unicelular; estas se reúnen después para constituir un plasmodio de agregación o seudoplasmodio, a veces llamado grey, en el que las mixamebas mantienen su individualidad; por esto los hongos viscosos celulares reciben también el nombre de hongos comunales. El seudoplasmodio, que es la fase vegetativa de agregación, puede desplazarse hasta un determinado lugar donde se mantiene fijo en el sustrato e inicia la etapa llamada culminación, durante la cual se comienza a formar el cuerpo fructífero, que recibe el nombre de **sorocarpo** (o de **esporocarpo**); este representa la fase de propagación por esporas, es pedunculado o sésil y está diferenciado en una columna axial estéril, el **soróforo**, y una porción fértil que al desarrollarse da origen a esporas reunidas en un cuerpo esferoidal, carente de peridio, denominado soro. La morfología del sorocarpo es la principal característica considerada en la clasificación de las especies del grupo.

La clase Acrasiomycetes comprende dos subclases: Acrasiomycetidae y Dictyosteliomycetidae, cada una de ellas con un solo orden: Acrasiales y Dictyosteliales, respectivamente.

• Subclase Acrasiomycetidae (orden Acrasiales). Mixamebas con seudópodos redondeados o **lobópodos** y núcleos con un solo nucléolo central; no se agrupan en corrientes convergentes durante la formación del seudoplasmodio. Los cuerpos fructíferos no siempre están diferenciados en soróforos y soros. Géneros *Acrasis* y *Guttulina*.

• Subclase Dictyosteliomycetidae (orden Dictyosteliales). Mixamebas con seudópodos agudos o **filópodos** y núcleos con dos o varios nucléolos periféricos; se agrupan en corrientes convergentes durante la formación del seudoplasmodio. Los cuerpos fructíferos son sorocarpos diferenciados en soróforos y soros. Géneros *Dictyostelium*, *Polysphondylium* y *Acytostelium*.

Los representantes de la clase Acrasiomycetes se desarrollan en suelos forestales en el humus y sobre hojarasca, setas en descomposición, madera podrida

Figuras 41-48. Protosteliomycetes - Acrasiomycetes.

41. Ciclo de vida de *Protosporangium bisporum* (Protosteliomycetes). **A.** Desarrollo de esporocarpos (esporogénesis) a partir de células prespóricas uninucleadas y haploides. **B-C.** Elongación del pedicelo de los esporocarpos y ocurrencia de dos mitosis sucesivas para dar lugar a los esporocarpos maduros, cada uno con dos esporas binucleadas. **D-E.** Germinación de esporas para producir protoplastos binucleados. **F.** Formación de protoplastos tetranucleados por medio de mitosis. **G.** Segmentación de los protoplastos para formar ocho células flageladas. **H1.** Desarrollo de protoplastos plurinucleados. **H2.** Fase vermiforme plurinucleada. **I.** Segmentación de protoplastos plurinucleados para formar células prespóricas. Este ciclo de vida sólo comprende reproducción asexual, y las fases tróficas consisten en protoplastos que van de binucleados a plurinucleados.

42-44. Esporocarpos de varias especies de Protosteliomycetes.

42. *Nematostelium ovatum*, con pedicelo largo y espora ovalada, x 200. **43.** *Schizoplasmodium cavostelioides*, con pedicelo corto y espora esférica, x 500. **44.** *Protostelium mycophaga*, con pedicelo más largo y delgado, y espora esférica, x 500. Estas tres especies tienen esporocarpos con una apófisis en la base de la espora, la cual es decidua.

45-48. Esporóforos de varias especies de Acrasiomycetes.

45. Sorocarpos de *Dictyostelium rosarium*, con un soro terminal y soros laterales, sésiles, más pequeños, x 20. **46.** Fructificación coremiforme de *D. polycephalum*, compuesta de seis sorocarpos, x 70. **47.** Sorocarpos de *Polysphondylium violaceum*, con un soro terminal y verticilos intercalares de soros más pequeños, x 20. **48.** Sorocarpo arboriforme de *Acrasis rosea*, x 200.

Figura 49. Ciclo de vida de *Dictyostelium discoideum* (Acrasiomycetes).

A-J. Fase de reproducción asexual, haploide, en la cual cada una de las esporas procedentes del sorocarpo maduro germina originando una mixameba. Las mixamebas se dividen por mitosis y citoquinesis para formar una población y se agregan en corrientes centrípetas para originar el seudoplasmodio. Después de un período de migración, el seudoplasmodio se transforma en el sorocarpo. **C1-C2.** En la fase de reproducción sexual, las mixamebas se transforman en macroquistes; estos, después de sufrir cariogamia y meiosis, vuelven a originar mixamebas.

Figuras 50-56. Acrasiomycetes.

50-54. Estructuras de *Dictyostelium discoideum*.

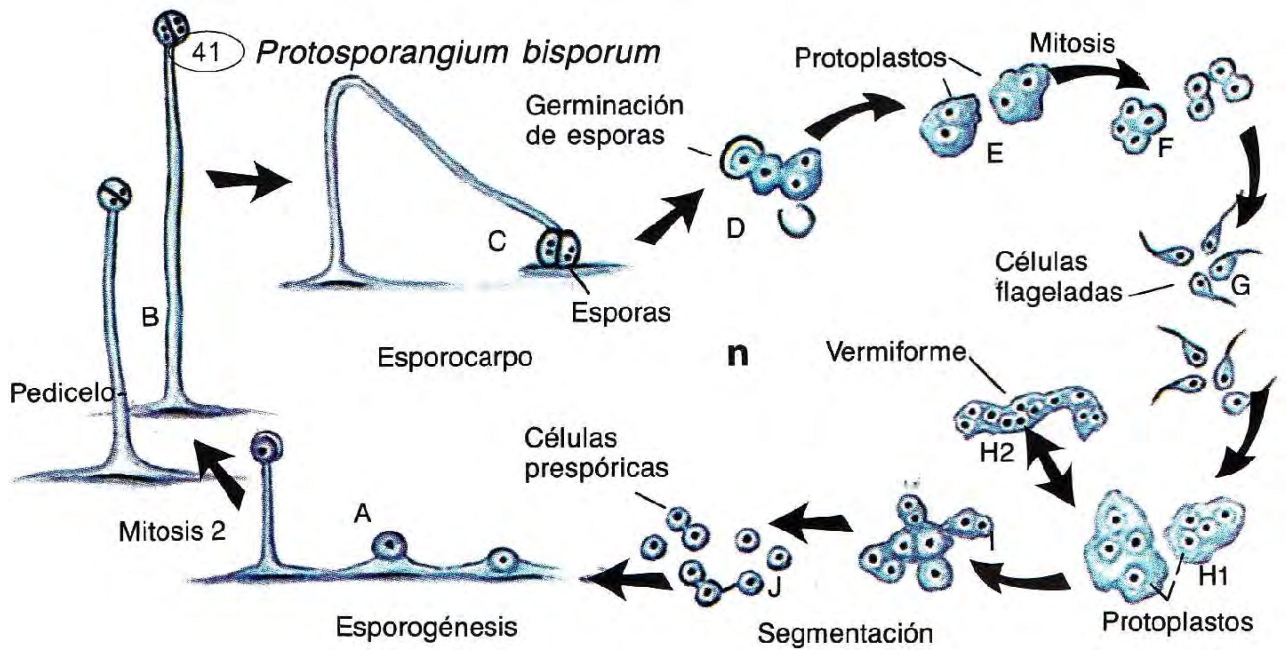
50. Esporas, x 800. **51.** Mixamebas, x 500. **52.** Seudoplasmodio en migración, con una estela de mucílago en la parte posterior (flecha), x 30. **53.** Seudoplasmodio al final de la etapa de migración, x 55. **54.** Etapa temprana de la formación del sorocarpo, x 40.

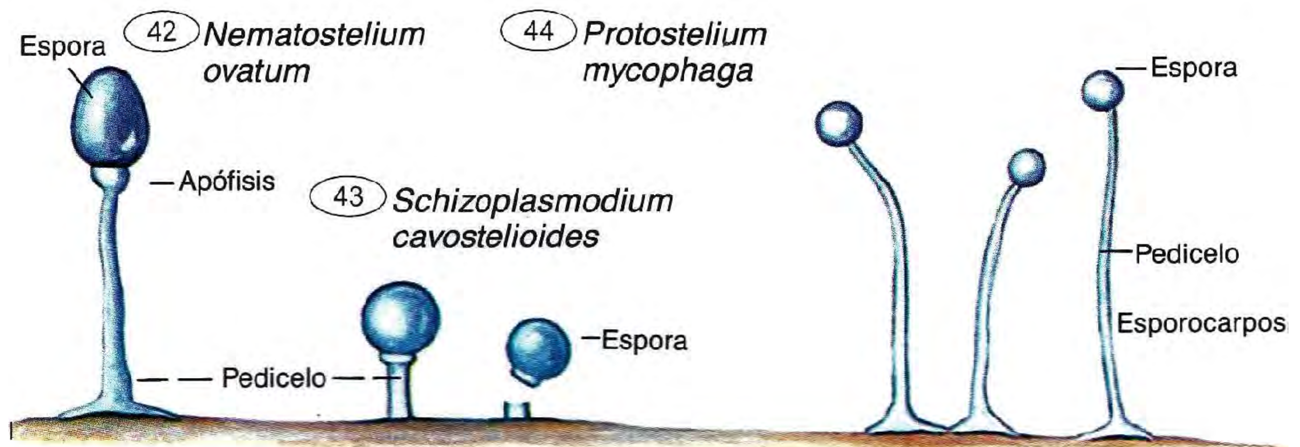
55-56. Estructuras de *D. mucoroides*.

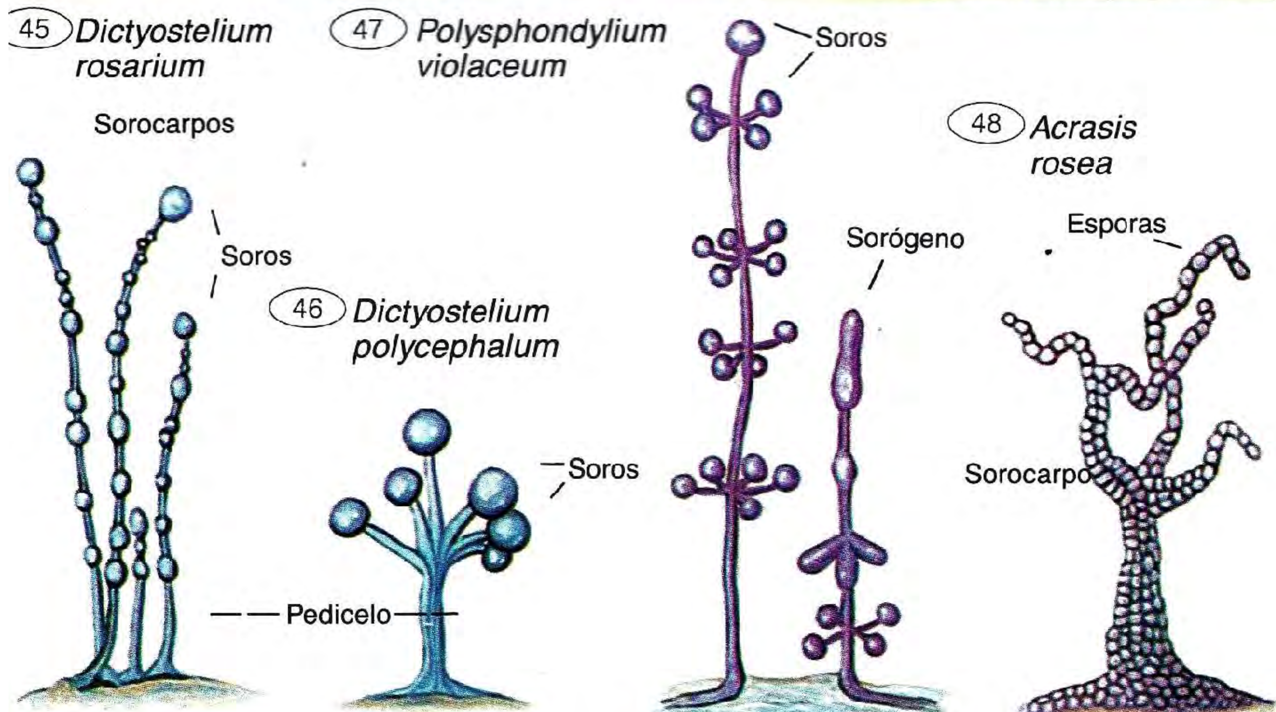
55. Sorocarpos, x 20. **56.** Sorocarpo con esporas y pedicelo celular, x 600.

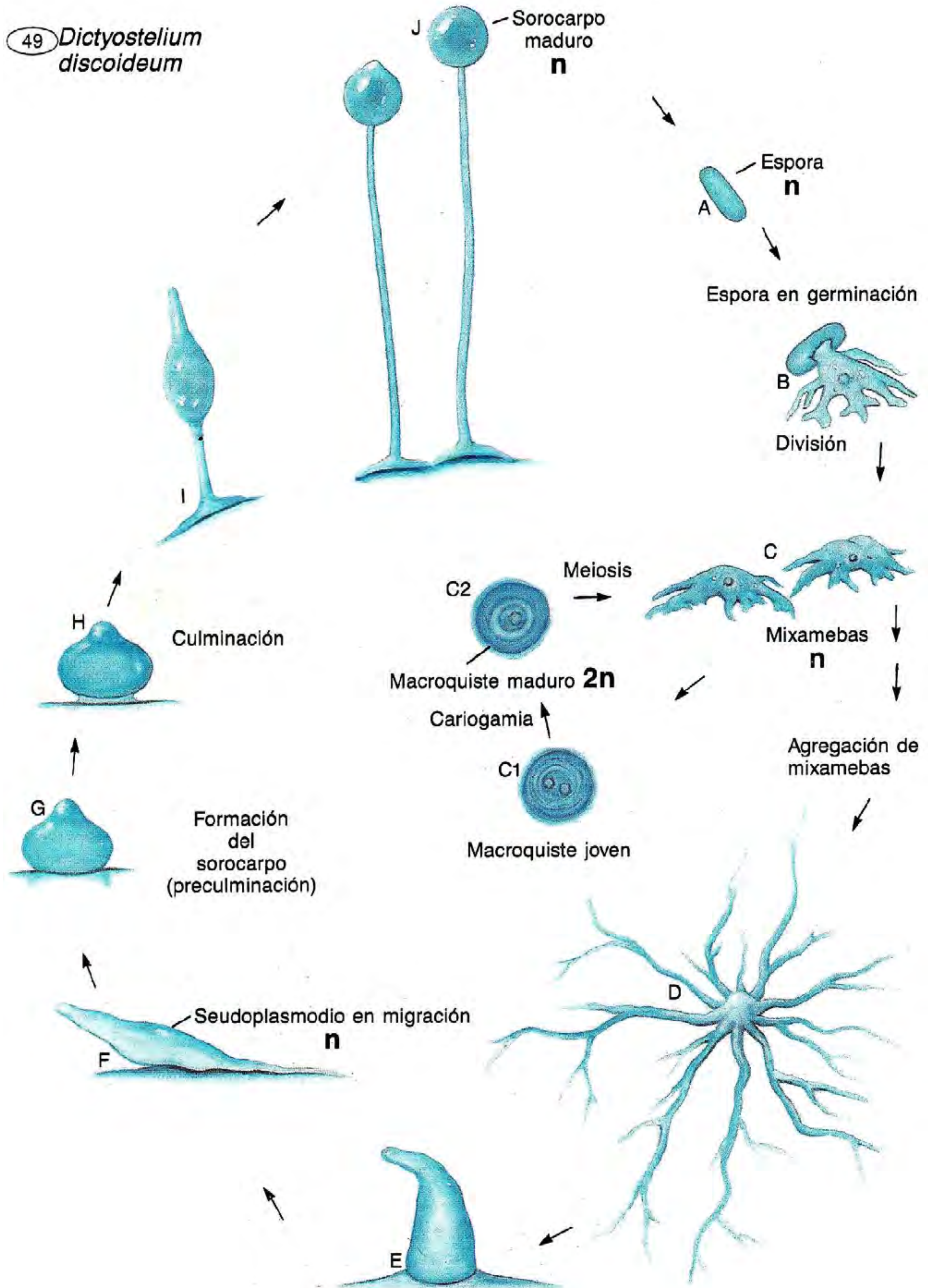
Figura 57. Ciclo de vida de *Physarum polycephalum* (Myxomycetes).

A-C, **C1.** Las esporas liberadas de los esporangios germinan dando origen a mixamebas o mixozoosporas, uninucleadas y haploides, las cuales son interconvertibles. **D**, **D1-E.** Las mixamebas, o las mixozoosporas, se dividen repetidamente hasta alcanzar una población considerable y copulan en pares originando los cigotos ameboides. **F-K.** Los cigotos crecen y su núcleo sufre divisiones mitóticas sincrónicas resultando en un plasmodio con muchos núcleos diploides; el plasmodio crece y se transforma en esporangios o en esclerocios (esto último cuando no hay condiciones favorables). La meiosis se realiza en las esporas jóvenes dentro de los esporangios.

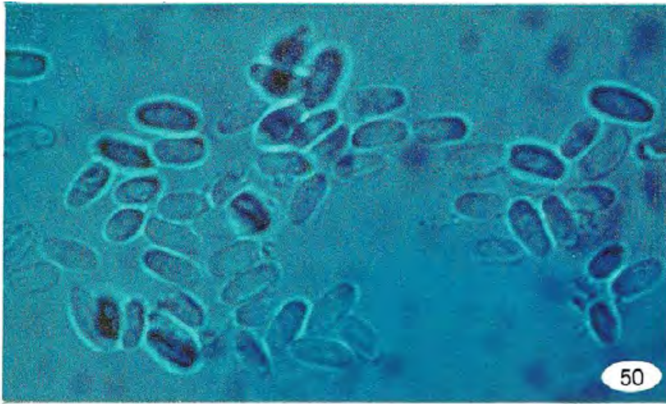

41 Protosporangium bisporum
Germinación
de esporas
Protoplastos
Mitosis
E
F
C
D
Esporas
Células
flageladas
G
B
Esporocarpo
n
Vermiforme
Pedicelo
H2
Células
prespóricas
A
Mitosis 2
I
J
H1
Esporogénesis
Segmentación
Protoplastos

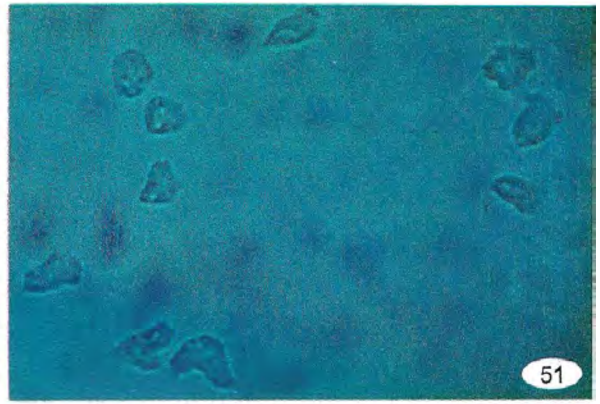

Espora
42 Nematostelium
ovatum
44 Protostelium
mycophaga
Espora
Apófisis
43 Schizoplasmodium
cavostelioides
Pedicelo
Esporocarpos
Espora
Pedicelo

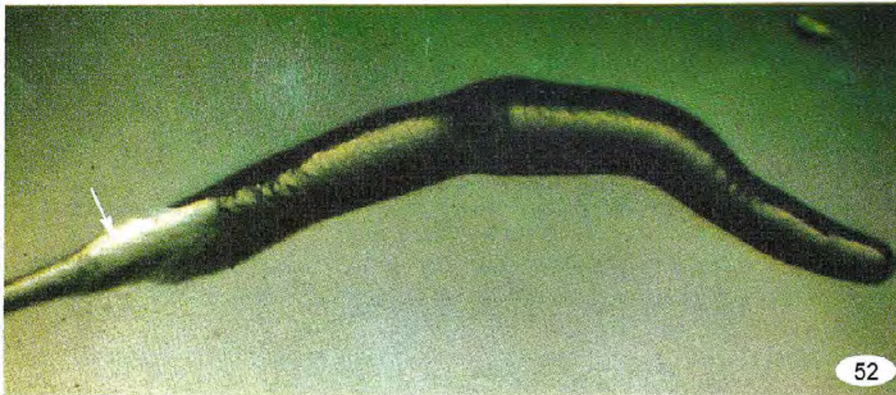

45 Dictyostelium
rosarium
47 Polysphondylium
violaceum
Soros
Sorocarpos
48 Acrasis
rosea
Esporas
Sorógeno
Soros
46 Dictyostelium
polycephalum
Soros
Sorocarpo
Pedicelo



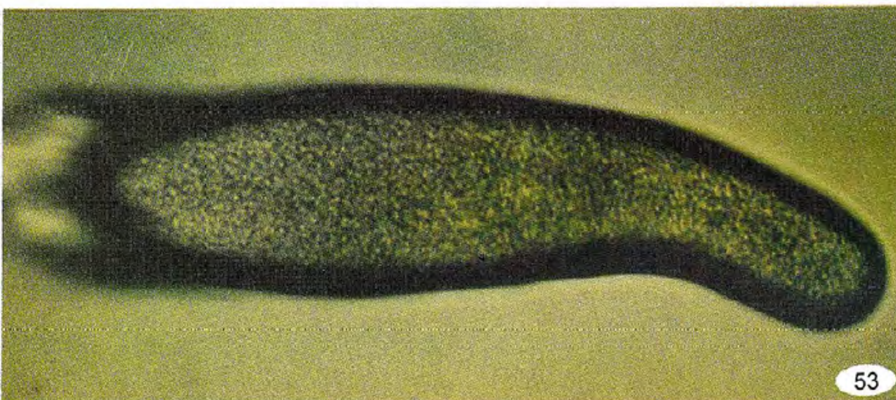
49 Dictyostelium discoideum
J
Sorocarpo maduro
n
Espora
n
A
Espora en germinación
B
División
C
Meiosis
C2
Mixamebas
n
Macroquiste maduro 2n
Cariogamia
C1
Macroquiste joven
Agregación de mixamebas
H
Culminación
I
G
Formación del sorocarpo (preculminación)
D
Seudoplasmodio en migración
n
F
E

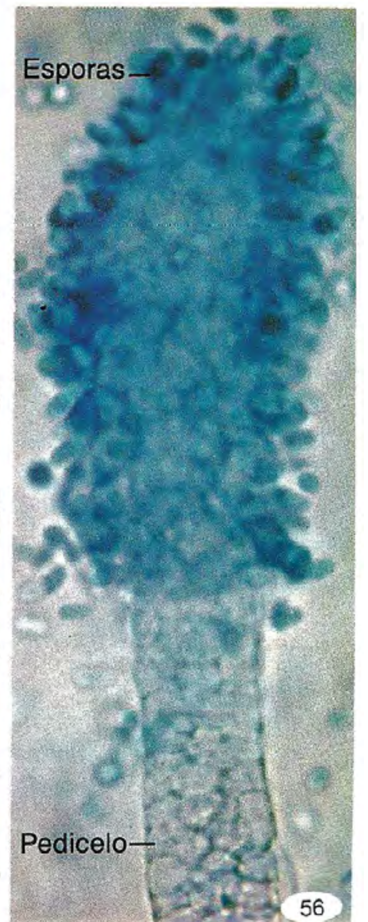

50

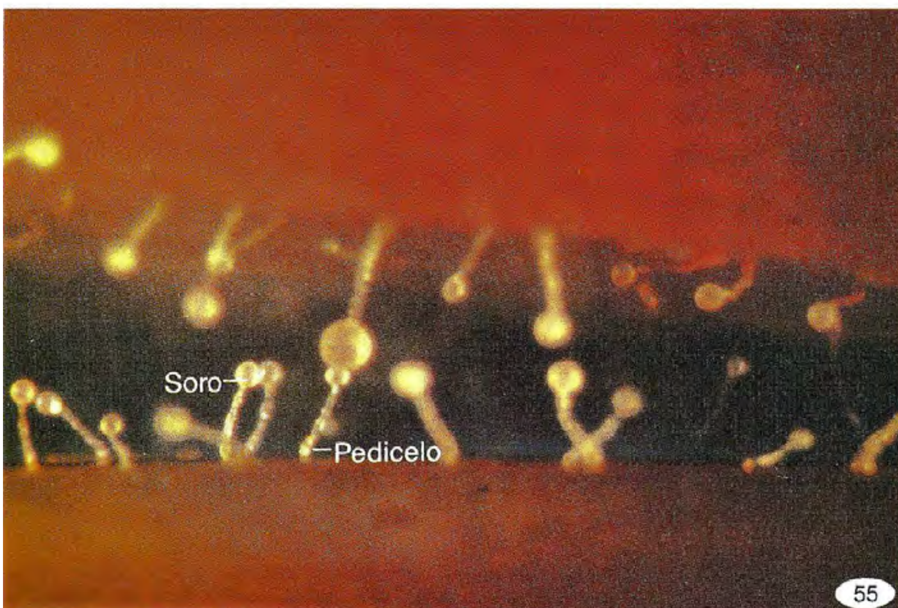

51

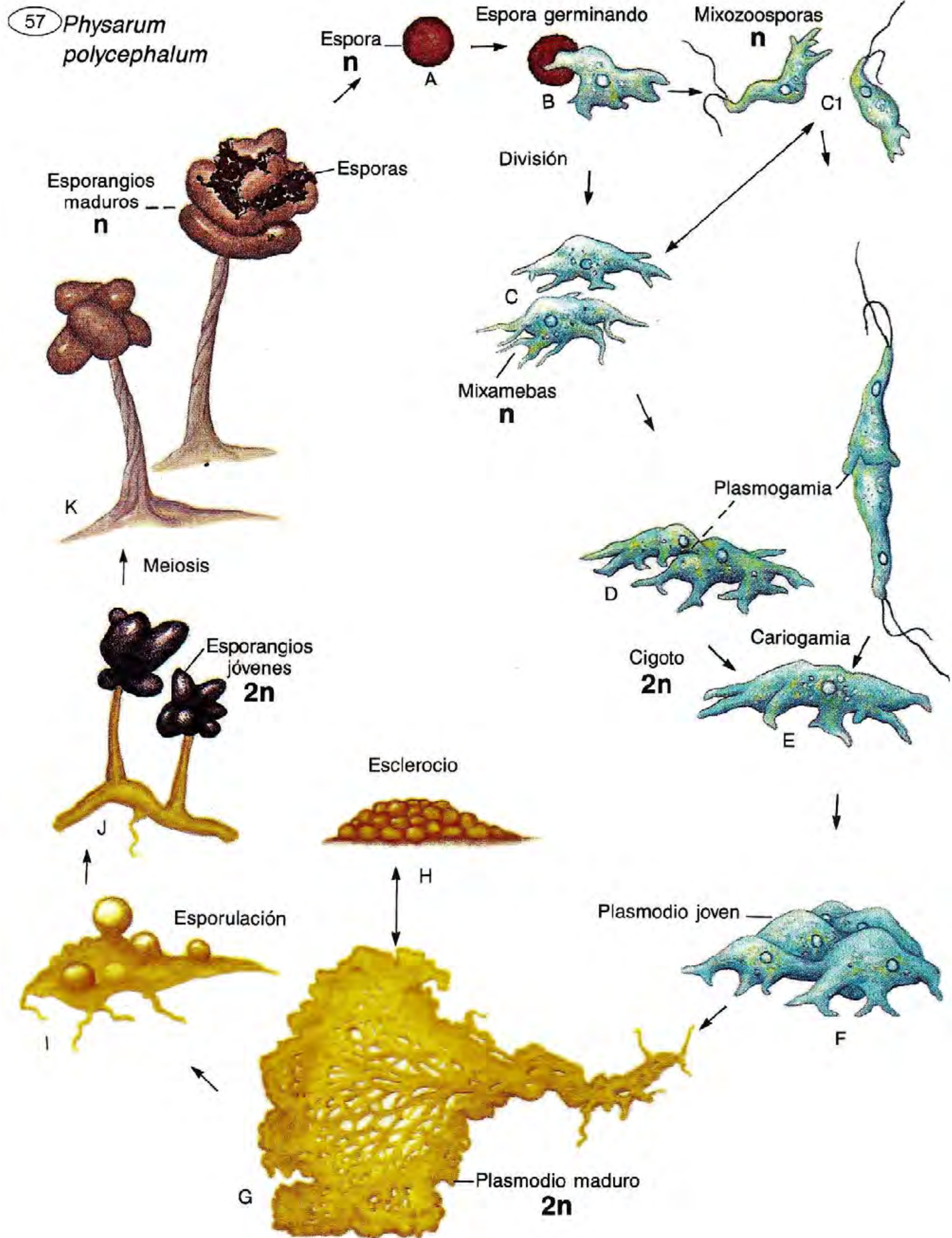

52


54


53


Esporas
Pedicelo
56


Soro
Pedicelo
55


57 Physarum polycephalum
Espora
n
A
Espora germinando
B
Mixozoosporas
n
C1
División
Esporangios maduros
n
Esporas
C
Mixamebas
n
K
Plasmogamia
D
Meiosis
Esporangios jóvenes
2n
Cigoto
2n
Cariogamia
E
Esclerocio
J
H
Esporulación
Plasmodio joven
I
F
G
Plasmodio maduro
2n

u otro tipo de vegetación muerta, así como en el estiércol de diversos animales, en zonas templadas y tropicales. No han podido ser obtenidos en cultivos puros en medios de composición química conocida, pero algunas especies han sido cultivadas en medios con algunos constituyentes sintéticos y una especie de bacteria como el colibacilo (*Escherichia coli*). Algunos representantes de esta clase son los siguientes:

Acrasis (fam. Acrasiaceae). Presenta esporocarpos con esporas dispuestas en cadenas simples o ramificadas, sostenidas por un pedúnculo corto. *A. granulata* forma esporas violáceo- morenas, dispuestas en cadenas simples y no en cuerpos globosos como sucede en las especies de otros géneros de acrasiomicetes. Dichas esporas se desarrollan sobre un pedúnculo o soróforo constituido por una hilera de células, de las cuales la basal está diferenciada a manera de púa para la fijación al sustrato. Las fructificaciones, en número de 10 a 12, pueden estar agrupadas en haces. La levadura de cerveza en cultivo puro es su único sustrato conocido. *A. rosea* (fig. 48) es una especie más común que la anterior, pues tiene una amplia distribución sobre las partes muertas de gran variedad de plantas; también forma esporas dispuestas en cadenas, pero estas casi siempre están ramificadas sobre pedúnculos semejantes a troncos y son de color rosa brillante.

Guttulina (fam. Guttulinaceae; algunos autores la denominan Pocheina y la incluyen en la familia Acrasiaceae). Presenta esporocarpos (sorocarpos) diferenciados en un pedúnculo corto y un soro terminal globoso o subgloboso constituido por esporas que, al germinar, producen células flageladas (caso excepcional entre los acrasiomicetes). *G. rosea*, además de mixamebas, puede presentar mixozoosporas biflageladas; forma sorocarpos anaranjado-rosados, cubiertos por una delgada capa viscosa, con soros esféricos o subesféricos dispuestos sobre soróforos constituidos por una, dos o varias hileras de células; vive sobre la corteza de varios tipos de árboles, por ejemplo de coníferas, encinos y arces, y sobre madera muerta liquenizada.

Dictyostelium (fam. Dictyosteliaceae). Presenta sorocarpos con un tubo peduncular que contiene células vacías dispuestas a manera de retículo, de ahí el nombre del género. En el ápice de dicho pedúnculo hay un soro terminal, pero a veces se forman, además, ramas secundarias irregularmente distribuidas, o soros sésiles a lo largo del pedúnculo del soróforo.

D. discoideum (figs. 49-54). Presenta mixamebas con seudópodos digitiformes, agudos, y soros globosos o claviformes con un estípite o soróforo columnar que posee una vaina de celulosa y que se adelgaza gradualmente hacia el ápice hasta terminar en punta en el extremo apical del soro, al cual atraviesa por el centro. El cuerpo fructífero o sorocarpo presenta en la base del soróforo un ensanchamiento discoidal o disco (ausente en otras especies del género), y mide aproximadamente 2 mm de largo, incluyendo el estípite (el soro mide 0.3-0.4 mm). En el soro se producen esporas elípticas, haploides, de pared celulósica. En otras especies del mismo género, las esporas pueden ser elípticas u ovoides, y en ocasiones carecen de pared celular; en este último caso reciben el nombre de **seudosporas**.

A continuación se describe el ciclo de vida de *D. discoideum*, que es la especie mejor conocida (fig. 49). Las esporas, al germinar, dan origen a mixamebas uninucleadas haploides que se multiplican por mitosis repetidamente, mientras las condiciones son apropiadas para mantener el hongo en esa fase vegetativa unicelular. En condiciones desfavorables, las mixamebas de algunas especies del género se enquistan formando microquistes, de pared celulósica, de cada uno de los cuales, al germinar, sale una mixameba a través de un poro. Las mixamebas inician el proceso de agregación para formar seudoplasmodios cuando una o más células comienzan a secretar una sustancia denominada acrasina. Esta ha sido identificada, en algunas especies, con el monofosfato de adenosina cíclico. La acrasina tiene varias modalidades, de manera que cada tipo de dicha sustancia sólo es activo para determinadas especies. Una vez que se establece un centro de agregación, se desplazan a él las mixamebas, por atracción quimiotáctica, para formar un seudoplasmodio que se comporta como unidad, pues aunque las mixamebas conservan su individualidad, la masa celular o grey puede desplazarse en una determinada dirección (fenómeno que se conoce con el nombre de migración) hasta que se establece en un lugar y las mixamebas se reorganizan para formar la fructificación, que es una fase de la reproducción asexual. Se ha demostrado que la fructificación se desarrolla en el sitio de mayor producción de acrasina.

Las fases asexuales antes descritas son las más frecuentes, pero también existe una fase sexual en la que hay fusión de las mixamebas en pares, y se forman quistes de pared gruesa celulósica, llamados **macrocistes** o **macroquistes**, que en un principio son binucleados. En estos quistes se efectúa la cariogamia, de manera que representan cigotos cuyo núcleo diploide se divide por meiosis. Al germinar, los macroquistes dan origen a mixamebas haploides, que pueden volver a enquistarse o a iniciar una nueva fase vegetativa de multiplicación asexual y de formación del seudoplasmodio, según las condiciones ambientales. En *D. giganteum* se ha observado que el macroquiste presenta cuatro núcleos después de la meiosis, de los cuales tres degeneran, de manera que las mixozoosporas haploides, que resultan de la germinación de diferentes macroquistes, tienen una constitución genética que no siempre es compatible. Según esto, hay especies homotálicas cuando pueden unirse las mixamebas de las mismas o de diferentes cepas; y especies heterotálicas, en las que sólo pueden unirse mixamebas de diferente constitución genética, como sucede en *D. giganteum*.

Un ejemplo de especie homotálica es *D. mucoroides*, en tanto que *D. discoideum* presenta cepas homotálicas y heterotálicas. En *D. mucoroides* el núcleo cigótico se divide varias veces mitóticamente antes de que se presente la meiosis, de manera que la fase diploide de esta especie es más larga que en las especies cuyo núcleo cigótico se divide directamente por meiosis, como en el caso de *D. giganteum*.

D. mucoroides (figs. 55-56) es la especie más común del género, con una amplia distribución, desde las re-

giones subpolares hasta los trópicos; presenta sorocarpos con soros globosos relativamente grandes, blancos o amarillentos, situados sobre soróforos que no exceden de 1.5 cm de longitud, en tanto que los soróforos de *D. giganteum* alcanzan una longitud de 2.5 cm. Otras especies presentan sorocarpos pequeños, como *D. minutum*, o muy pequeños, como *D. lacteum* y *D. diminutivum*; los de esta última, que son los más pequeños, sólo alcanzan poco más de 0.5 mm de longitud. Las especies anteriores tienen sorocarpos sencillos, hialinos, blancos o amarillentos, pero hay algunas especies que presentan sorocarpos con un soro terminal y soros laterales, más pequeños, como *D. rosarium* (fig. 45), o tienen sorocarpos agrupados en haces, como *D. polycephalum* (fig. 46). *D. purpureum* cuenta con soros de color púrpura.

Polysphondylium (fam. Dictyosteliaceae) difiere de *Dictyostelium* en que cada uno de sus sorocarpos tiene un soro terminal grande y verticilos regulares de soros más pequeños pedunculados a lo largo del soróforo principal. *P. violaceum* (fig. 47) presenta sorocarpos que alcanzan hasta un poco más de 2 cm de longitud, con soros violáceos. *P. pallidum* tiene soróforos más pequeños y delicados y soros blancos.

Acytostelium (fam. Acytosteliaceae) es peculiar entre los acrasiomicetes porque es el único género que no presenta un soróforo con estructura celular. El sorocarpo es pequeño y delicado; está formado por un soróforo muy delgado, capiliforme y hueco, que sostiene un soro terminal con esporas esféricas (*A. leptosomum*) o elípticas (*A. ellipticum*), subglobosas, ovoides o algo irregulares (*A. irregularisporum*). En cultivos con escasa cantidad de material nutritivo, los soros de *A. leptosomum* pueden reducir su producción a una o dos esporas.

CLASE MYXOMYCETES

Los mixomicetes o mixomicetos, también llamados mixogásteros y que algunos zoólogos consideran como los típicos micetozoos, son organismos que presentan un ciclo viológico caracterizado por la alternación de una fase vegetativa, somática o trófica, y una fase reproductora de esporulación.

La fase vegetativa es un plasmodio de fusión que resulta de la unión íntima de amebocigotos y de mixamebas y, como los núcleos del plasmodio siguen dividiéndose sin que haya citodiéresis, dicho plasmodio, generalmente, se transforma en una masa protoplasmática grande, que puede ser macroscópica, de varios centímetros y hasta de más de un metro de longitud o de diámetro, aunque su grosor nunca pasa de unos cuantos milímetros. La división de los núcleos es mitótica y sincrónica, es decir, todos los núcleos se dividen al mismo tiempo. Con frecuencia se unen dos o más plasmodios de una misma especie, cada uno con su propio ritmo de mitosis sincrónica; en tal caso, el plasmodio que resulta de esta fusión ajusta en pocas horas la división sincrónica de todos sus núcleos, fenómeno que no ha sido explicado satisfactoriamente, aunque deben intervenir en este sustancias citoplasmáticas reguladoras de la mitosis.

El plasmodio es una masa citoplasmática viscosa, incolora o pigmentada: blanca, amarilla, roja, anaranjada o azulosa, aunque el color puede variar según el pH del medio; presenta forma y tamaño cambiantes y con frecuencia es ameboide; aparentemente es desnudo, porque carece de pared celular, pero está delimitado por su membrana plasmática y por una envoltura gelatinosa que, según estudios de microscopía electrónica, presenta microfibrillas. Parte de la sustancia gelatinosa de dicha envoltura queda como un rastro del paso del plasmodio a medida que este se desplaza, deslizándose o reptando sobre el sustrato donde se desarrolla. El citoplasma está diferenciado en dos partes: una externa, homogénea y hialina (ectoplasma), y otra interna, granulosa (endoplasma), en la que se encuentran diversas inclusiones, en particular las sustancias de reserva, a las que se debe su aspecto granuloso, principalmente glucógeno y carbonato de calcio, así como vacuolas; los núcleos, que son vesiculosos y en número hasta de varios cientos o miles, están irregularmente dispuestos.

Los movimientos que puede presentar el plasmodio son de tres tipos: *a)* ameboides, por la emisión de seudópodos; *b)* de reptación o deslizamiento, y *c)* intracitoplasmáticos (corrientes internas de citoplasma).

Mediante los dos primeros tipos de movimientos, el plasmodio puede cambiar de lugar; a veces se desplaza a una velocidad constante, hasta de 1 a 2 mm por segundo y, a su paso, es capaz de englobar partículas alimenticias, principalmente restos vegetales en descomposición, bacterias, algas y hongos.

Los movimientos intracitoplasmáticos son posibles por los cambios constantes de viscosidad del citoplasma, que en sus diferentes porciones pueden pasar de la fase gelatinosa a la fase fluida y viceversa, debido a la influencia de diversos factores intrínsecos y ambientales.

Por lo común, el citoplasma fluido constituye una red compleja de corrientes que fluyen entre el citoplasma gelatinoso; dichas corrientes citoplasmáticas pueden alcanzar una velocidad de más de 1 mm por segundo, de manera que son notorias cuando se observan los plasmodios con el microscopio. Este movimiento es rítmicamente reversible, es decir, después del desplazamiento del citoplasma fluido en una determinada dirección durante un lapso de varios segundos y hasta más de un minuto, la corriente de citoplasma disminuye gradualmente su velocidad, se detiene un momento y empieza a fluir en sentido contrario; después de un lapso casi igual o comparable al anotado, vuelve a invertirse la dirección del fluido citoplasmático, continuando este fenómeno, sucesivamente, en forma rítmica; aunque el flujo de la corriente puede durar más tiempo en un determinado sentido, este no concuerda necesariamente con

la dirección en que se desplaza el plasmodio sobre el sustrato, de manera que los movimientos ameboides y de reptación del plasmodio parecen ser independientes de los intracitoplasmáticos. El impulso que determina la realización de estos últimos ha sido comparado con el mecanismo del movimiento muscular de los animales, y algunos autores piensan que el movimiento contráctil de las fibras musculares evolucionó de una modalidad de los movimientos intracitoplasmáticos, pues en los mixomicetes hay fibrillas proteicas que son contráctiles en presencia de ATP (TFA, trifosfato de adenosina) y de cationes divalentes. Las proteínas de estas fibrillas son la actina y la miosina A plasmodial, sustancias muy semejantes, o idénticas, a las que forman parte de los músculos de los animales. Aunque se desconoce el modo de acción de estas fibrillas y de los cationes divalentes, parece ser que hay una interacción de la actina y la miosina, y que el magnesio regula la fuerza motora generada por el TFA sobre las fibrillas proteicas, así como el flujo reversible de las corrientes intracitoplasmáticas. Dichas fibrillas pueden intervenir también en los movimientos migratorios del plasmodio, ya sean ameboides o de reptación, pero no hay una explicación clara sobre su funcionamiento en los diferentes tipos de movimientos plasmodiales.

La nutrición del plasmodio se efectúa por fagocitosis, de manera semejante a la que se presenta en los protozoarios del grupo de las amebas, englobando partículas orgánicas, bacterias, pequeños protozoarios, algas y hongos microscópicos, así como las esporas de estos y de diversas plantas verdes criptógamas. El alimento consumido puede proporcionar un determinado pigmento al plasmodio; por ejemplo, si este ingiere algas adquiere una coloración verdosa, y si el material consumido consiste en bacterias pigmentadas de color rojo, rosado o amarillo, el plasmodio muestra dichos colores, aunque este puede presentar pigmentos propios, según se indicó. Algunos plasmodios también pueden ingerir alimentos líquidos por pinocitosis, pero la forma más común de alimentación es por la ingestión de partículas sólidas, que quedan englobadas en vacuolas digestivas donde se efectúa la digestión mediante la acción de enzimas que desdoblan las partículas de composición compleja en sustancias solubles que son absorbidas y asimiladas por el protoplasma. Como consecuencia de la asimilación de sus alimentos, el plasmodio crece, al tiempo que los núcleos se dividen por mitosis sincrónicamente. Por otra parte, las partículas no digeridas son eliminadas por movimientos que permiten su egestión o defecación; a veces, dichas partículas son expulsadas con violencia mediante movimientos contráctiles. El plasmodio también puede crecer por fusión o coalescencia con otros plasmodios y con cigotos de la misma especie, y en ocasiones sólo se efectúa este fenómeno entre plasmodios y cigotos genéticamente compatibles, es decir, dentro de una categoría específica puede haber cepas incompatibles.

Pueden distinguirse tres tipos principales de plasmodios en esta clase: *a)* protoplasmodio, *b)* afanoplasmodio y *c)* faneroplasmodio. Además, hay modalidades intermedias entre estos tipos.

El **protoplasmodio** se considera el más primitivo, pues los otros tipos pasan por una fase muy parecida al protoplasmodio en su fase juvenil; permanece siempre microscópico, es ameboide o casi discoidal y presenta un citoplasma bastante homogéneo en el cual sólo hay corrientes que fluyen de manera irregular y lenta. En el momento de la fructificación únicamente se forma un esporangio de cada plasmodio.

El **afanoplasmodio**, como el tipo anterior, también es inconspicuo, pero difiere de este por su aspecto reticulado cuando alcanza la madurez. Las bandas protoplasmáticas del mismo son delicadas, hialinas, poco granulosas e inconspicuas, aunque llegan a ser macroscópicas; en el citoplasma presenta corrientes rápidas y reversibles en forma casi rítmica, pero dichas corrientes están delimitadas a una delgada zona periférica de las venas protoplasmáticas. De cada plasmodio, en el momento de la fructificación, se pueden originar varios esporangios.

El **faneroplasmodio** (figs. 57G, 58-60), en la madurez, es macroscópico, conspicuo, más o menos grande, frecuentemente reticulado, opaco, muy granuloso y presenta típicas corrientes intracitoplasmáticas rápidas, reversibles y rítmicas en una amplia zona de venas protoplasmáticas, que llegan a ser gruesas, casi cilíndricas. Al fructificar, cada plasmodio puede formar varios o numerosos esporangios.

Cuando el plasmodio queda expuesto a condiciones desfavorables del medio (desecación, frío, cambios en el pH, falta de sustancias nutritivas, entre otras), pueden formarse quistes o bien esclerocios.

Los **quistes** son fragmentos protoplasmáticos, de pared gruesa, que se originan directamente, por lo común en gran número, de las venas de los afanoplasmodios.

Los **esclerocios** se originan de los faneroplasmodios por la transformación de cada uno de estos en una masa dura e irregular protegida por una pared resistente que les permite conservarse en vida latente durante varios meses o años, principalmente en el invierno. Cuando las condiciones ambientales vuelven a ser favorables, el esclerocio da origen a un nuevo plasmodio, y con freruencia a varios o a numerosos plasmodios y, entonces, puede estar constituido por fragmentos o cuerpos plasmáticos microscópicos, esféricos, generalmente plurinucleados, delimitados por una pared propia. Dichos fragmentos o cuerpos esféricos reciben los nombres de macroquistes o de **esférulas**.

En condiciones experimentales puede lograrse la obtención de esclerocios desecando plasmodios lentamente. Es posible conservar estos esclerocios por largo tiempo, para hacerlos germinar cuando sea necesario recuperar la fase plasmodial.

El plasmodio no crece indefinidamente; cuando se presentan las condiciones intrínsecas de madurez, con frecuencia se agotan las sustancias nutritivas del medio externo y, si otras condiciones de este son favorables (humedad, luz, temperatura, pH, características físicas y composición química del sustrato), el plasmodio forma cuerpos fructíferos (esporóforos o esporangios), en los que se producen esporas inmóviles con núcleo haploide y provistas de pared celular

o cápsula de secreción, generalmente gruesa, lo que les permite permanecer durante largos períodos en vida latente (hasta varios años).

El plasmodio, al fructificar, generalmente se transforma en su totalidad en uno o más esporóforos, pero con frecuencia permanecen sobre el sustrato restos plasmodiales como una película delgada, transparente y por lo común con depósitos calcáreos, la cual recibe el nombre de **hipotalo**, que se conserva en la base de las fructificaciones.

Se ha demostrado que la humedad y la luz pueden influir en el color de la fructificación, y que los plasmodios pigmentados, como el de *Physarum polycephalum* (figs. 57G, 58-61), de color amarillo, requieren de un período de luz (especialmente luz de onda corta) para esporular. Por otra parte, se observó que el pH y la temperatura son dos factores interdependientes en la esporulación de la misma especie pues, dentro de los límites de tolerancia de crecimiento y viabilidad del plasmodio, se requiere un pH más bajo cuando la temperatura es superior. Ciertas características físicas del sustrato y la presencia de algunas sustancias (aminoácidos como el triptofano y vitaminas, por ejemplo la niacina o la niacinamida) son requeridas por algunas especies para fructificar.

Los principales tipos de fructificación o esporóforo son los siguientes:

1. Esporóforo columnar o coraloide de esporulación exógena; es decir, las esporas se forman individualmente sobre cortos pedicelos en el exterior de la fructificación, que por tanto es exospórica.
2. Esporóforo simple, o esporangio (fig. 63), delimitado por una pared o envoltura llamada **peridio**.
3. Esporóforo compuesto o **etalio**. En este caso, las fructificaciones simples o esporangios se unen quedando envueltos por un peridio común, para formar una fructificación semiglobosa, pulvinada o irregular que resulta de la transformación total, o de la mayor parte, de la masa plasmodial (fig. 67).
4. **Seudoetalio**. Este tipo de fructificación se forma cuando los esporangios están muy juntos constituyendo, en apariencia, una sola fructificación, aunque cada esporangio está delimitado por su propio peridio.
5. **Plasmodiocarpo** (fig. 72). Resulta de la esporulación de la totalidad del plasmodio. En efecto, cuando el plasmodio madura, el protoplasma con frecuencia se dispone en venas o cordones anastomosados que generalmente constituyen un retículo; al esporular este plasmodio, la fructificación puede conservar el aspecto venoso o reticulado del plasmodio que le dio origen.

En todos los casos descritos, excepto en el primero, las fructificaciones son endospóricas, es decir, la esporulación es **endógena** y las esporas quedan cubiertas por un peridio; este es el caso más común en los mixomicetes.

La clase Myxomycetes comprende dos subclases: Ceratiomyxomycetidae (Exosporeae), con esporóforos exospóricos, y Myxogastromycetidae (Endosporeae), con esporóforos endospóricos.

Subclase Ceratiomyxomycetidae (mixomicetes exospóricos)

Comprende un solo orden, Ceratiomyxales, con una familia, Ceratiomyxaceae, y un género, *Ceratiomyxa*, con tres especies: *C. fruticulosa*, *C. morchella* y *C. sphaerosperma*; la primera especie es la más frecuente y la mejor estudiada.

C. fruticulosa es cosmopolita, común en los bosques, sobre maderas y fragmentos de restos vegetales en putrefacción. Tiene cuerpos fructíferos o esporóforos muy diferentes a los que presentan los otros mixomicetes y por este motivo se clasifican en una subclase especial.

Los esporóforos son evaginaciones blancas, filamentosas o columnares y ramificadas (coraloides) del plasmodio, que tienen una parte central gelatinosa o inerte y otra periférica de naturaleza protoplasmática, esta última con numerosos núcleos que se duplican mediante una división cariocinética de cada núcleo antes de iniciarse la formación de las esporas **exógenas**.

Las esporas, que muchos autores interpretan como esporangios, presentan una pared delgada y se forman en la superficie del esporóforo; en un principio son sésiles, poliédricas, uninucleadas, están dispuestas en una o dos capas periféricas y su eje mayor es paralelo a la superficie del esporóforo; posteriormente se vuelven elipsoides, pedunculadas, su eje mayor es perpendicular a la superficie del esporóforo, el núcleo se divide dos veces y entonces son tetranucleadas. Lo más probable es que la reducción cromática se efectúe al pasar las esporas de uninucleadas a tetranucleadas, pero algunos autores consideran que este fenómeno se efectúa antes de la esporulación; de cualquier modo, los cuatro núcleos que presentan las esporas maduras son haploides. Algunos autores sugieren que estas son esporangios unisporados.

Una espora tetranucleada (esporangio) germina a través de un poro que se forma en su pared. El protoplasto, por medio de movimientos ameboides, se vuelve sucesivamente esférico, piriforme y vermiforme; se divide en cuatro protoplastos uninucleados que, a su vez, se dividen por mitosis para formar ocho células (octetos) que permanecen juntas durante algún tiempo y que algunos interpretan como las verdaderas esporas; posteriormente, cada uno de estos protoplastos se transforma en una zoospora biflagelada que se comporta como gameta (zoogameta). Las zoogametas que se forman en número de ocho a partir de cada espora (esporangio) se unen por pares (isogamia), quedando los flagelos en los polos del cigoto resultante de cada unión; este se vuelve fusiforme, conserva su motilidad mientras se efectúa la unión nuclear (cariogamia), adquiere forma esferoidal o ameboide y después evoluciona para integrar un plasmodio de fusión que, al madurar, da origen a nuevos esporóforos.

Subclase Myxogastromycetidae
(mixomicetes endospóricos)

Esta subclase es el grupo más diversificado y el que cuenta con mayor número de representantes entre los mixomicotas; se caracterizan por presentar fructificaciones o esporóforos que pueden ser esporangios simples, etalios, seudoetalios o plasmodiocarpos, en el interior de los cuales se producen las esporas. Los esporangios pueden ser sésiles (sin pedicelo) o pedicelados, generalmente de 0.5 a 2 mm; presentan formas muy diversas: esférica, ovoide, elíptica, cilíndrica, dactiloide, plumosa y fungoide, entre otras; con frecuencia tienen coloraciones brillantes (rojas, anaranjadas, amarillas, azules, purpúreas, blancas, grisáceas o morenas) que, junto con la diversidad de sus ornamentaciones y la delicadeza de sus estructuras, les permiten ser considerados entre los objetos más bellos y sutiles del reino de los hongos.

Luz, humedad y proporción de sustancias nutritivas con un pH adecuado son los factores ambientales que parecen tener más importancia en la fructificación del plasmodio; este generalmente emigra a las partes más secas e iluminadas del sustrato cuando se van a formar los cuerpos fructíferos. Experimentalmente se ha demostrado que la disminución de sustancias nutritivas en un medio de cultivo favorece la fructificación y, por otra parte, que en la mayoría de los casos la luz es indispensable para que se presente dicho fenómeno, sobre todo la de longitud de onda corta. Otros factores, como temperatura, presión osmótica y presencia de otros seres vivos en el medio, también influyen en la fructificación del plasmodio.

El desarrollo del esporóforo puede ser de dos tipos: mixogastroide y estemonitoide. La mayor parte de los mixomicetes endospóricos (que algunos autores consideran como los únicos genuinos de la subclase Myxogastromycetidae) presenta el primer tipo de desarrollo, llamado también subhipotálico porque la fructificación empieza a formarse, debajo del hipotalo plasmodial, por la concentración de masas plasmodiales hemisféricas prominentes, a manera de montículos, que llegan a separarse, quedando la envoltura viscosa del plasmodio como hipotalo. El segundo tipo de desarrollo, conocido también con el nombre de epihipotálico, sólo se presenta en los mixomicetes del orden Stemonitales (que ciertos autores separan en la subclase Stemonitomycetidae); este difiere del anterior porque el plasmodio primero deposita una capa viscosa o hipotalo sobre el sustrato y, sobre esta, se concentran de una a varias masas plasmodiales, más o menos esféricas, dentro de cada una de las cuales se comienza a formar una columnilla axial (columela) que continúa hacia la base en la estructura que forma el pedicelo, también llamado **pedúnculo** o **estípite**; el protoplasma plasmodial se desliza sobre dicha columnilla hasta que la fructificación alcanza el tamaño característico de la especie, cuando madura. En ambos tipos de desarrollo, una vez que transcurren las fases juveniles del esporóforo, antes descritas, se forma alrededor de este una envoltura llamada peridio, que es una secreción del protoplasma plasmodial; además, en la mayoría de los casos se forman, entre el peridio y la columela, filamentos protoplasmáticos que dan origen al **capilicio**; al mismo tiempo, por partición múltiple del protoplasma, se producen numerosas esporas uninucleadas haploides, delimitadas por una pared celular que les permite resistir condiciones ambientales adversas.

Los filamentos del capilicio pueden ser libres o anastomosados y constituyen un retículo en el interior de los esporóforos. Dichos filamentos pueden ser compactos (**estereonemas**) o tubulares (**celonemas**); constituyen una masa elástica, algodonosa o esponjosa que puede tener una función importante en la dispersión de las esporas; a veces tienen impregnaciones de carbonato de calcio. El capilicio constituido por hilillos macizos o estereonemas corresponde al tipo **estereonemado** y, cuando está formado por celonemas, al **celonemado**. En algunas formas muy evolucionadas este último presenta tubos fibriformes libres, puntiagudos y con anillos espirales, ornamentaciones y relieves diversos que reciben el nombre de **eláteres**, los cuales contribuyen de manera más activa que los otros filamentos a la dispersión de las esporas, debido a sus marcados movimientos higroscópicos que les permiten enrollarse y estirarse a manera de resorte (por ejemplo en los Trichiales). Generalmente, los filamentos del capilicio están unidos al peridio, a la columela o a ambos. La columela o columna axial del esporóforo existe en la mayor parte de los mixomicetes endospóreos con esporangios pedicelados, como una prolongación del pedicelo, aunque la columela puede formarse en la base del esporóforo como una estructura esférica, elíptica o cónica. En ocasiones, sólo en los etalios y seudoetalios hay **seudocapilicio** (formado por membranas, láminas perforadas, cerdas o filamentos de diámetro irregular) en vez de capilicio, cuyos filamentos son de diámetro regular excepto en los extremos, que pueden ser puntiagudos. Por otra parte, con frecuencia no hay columela, pero en el centro o en la base de la fructificación se forma una concreción calcárea, libre del peridio, llamada **seudocolumela**. En ciertos casos, el esporóforo puede presentar tanto capilicio como seudocapilicio, por ejemplo en *Fuligo septica*.

Al formarse la fructificación, en la base de la misma casi siempre se conserva una lámina protoplasmática adherida al sustrato que representa los restos del plasmodio; esta estructura es el **hipotalo**, que algunos autores consideran homólogo al esporóforo de los mixomicetes exospóricos, de los que se eleva en sentido perpendicular al sustrato y forma, en su parte periférica, una gran cantidad de esporangios que, por ser microscópicos y en un principio uninucleados, también han sido interpretados como esporas, porque cada uno de estos esporangios forma una sola espora y se confunde con ella.

Los esporóforos de los mixomicetes endospóricos contienen gran cantidad de esporas uninucleadas de pared lisa o con una ornamentación característica para las diferentes especies (por ejemplo, reticulada, areolada, erizada, punteada). Las esporas se forman mediante escisión del protoplasma alrededor de cada uno de los núcleos de la fructificación plasmodial y, posteriormente, los protoplastos que se producen por

Figuras 58-65. Estructuras de *Physarum polycephalum* (Myxomycetes).

58. Plasmodio joven, x 1.5. **59.** Venas del plasmodio, x 10. **60.** Plasmodio empezando a fructificar, x 0.7. **61.** Fructificaciones (esporangios) jóvenes, x l. **62.** Esporangios, x 10. **63.** Esporangio, x I5. **64.** Esporas, x 750. **65.** Esporas y mixamebas, estas últimas originadas por germinación de las esporas, x 1250.

Figuras 66-74. Fructificaciones, y algunas estructuras internas, de diversas especies de Myxomycetes.

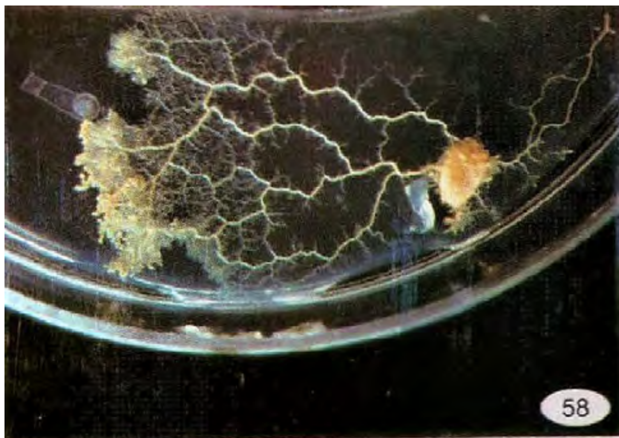
66. Esporangios de *Cribraria cancellata* (=*Dictydium cancellatum*), x 20. **67.** Etalios de *Lycogala epidendrum*, x 6. **68.** Esporangios de *Trichia* sp., x 5. **69.** Esporangios de *Hemitrichia calyculata*, x 20. **70.** Esporangios de *H. stipitata*, x 10. **71.** Capilicio y esporas de un esporangio de *H. stipitata*, x 900. **72.** Plasmodiocarpo de *H. serpula*, x 20. **73.** Esporangios de *Arcyria nutans*, x 30. **74.** Capilicio y esporas de un esporangio de *A. insignis*, x 600.

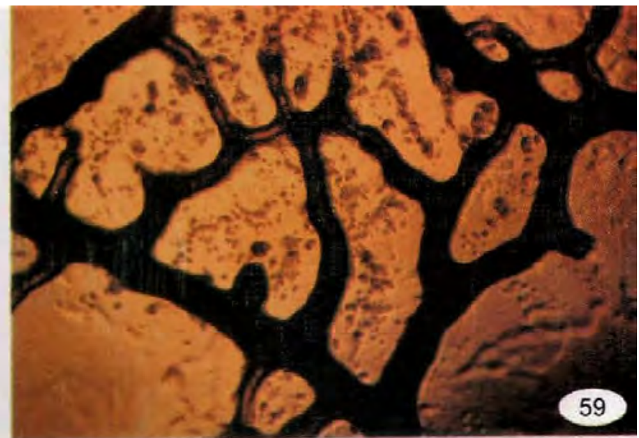
Figuras 75-80. Fructificaciones de diversas especies de Myxomycetes.

75. Esporangios de *Arcyria insignis*, x 20. **76.** Esporangios de *Craterium minutum*, x 10. **77.** Etalio de *Fuligo septica*, x 1. **78.** Esporangios de *Leocarpus fragilis*, x 5. **79.** Esporangios jóvenes (izquierda) y maduros de *Physarum flavicomum*, cultivados en agar, x 10. **80.** Esporangios de *Physarum* sp., x 20.

Figuras 81-85. Fructificaciones, y algunas estructuras internas, de diversas especies de Myxomycetes.

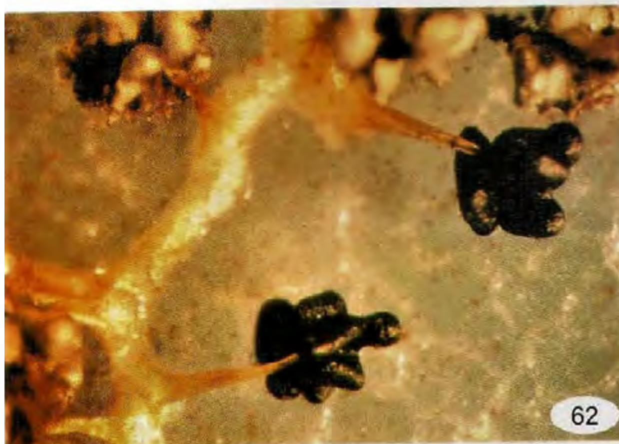
81. Esporangios de *Diderma floriforme*; los de la izquierda x 5, el de la derecha x 10. **82.** Esporangios de *Diachea leucopodia*; los de la izquierda x 10, los de la derecha x 20. **83.** Esporangios de *Comatricha typhoides*, x 20. **84.** Esporangios de *Stemonitis axifera*, x 5. **85.** Columela y capilicio de un esporangio de *S. axifera*, x 50; capilicio y esporas, x 300.

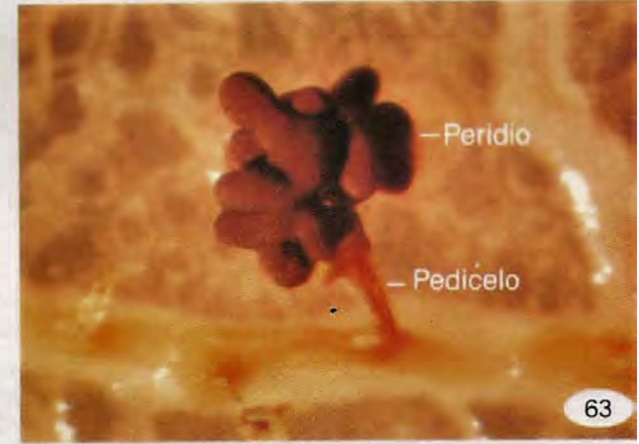

58


59


60


61


62


Peridio
Pedicelo
63

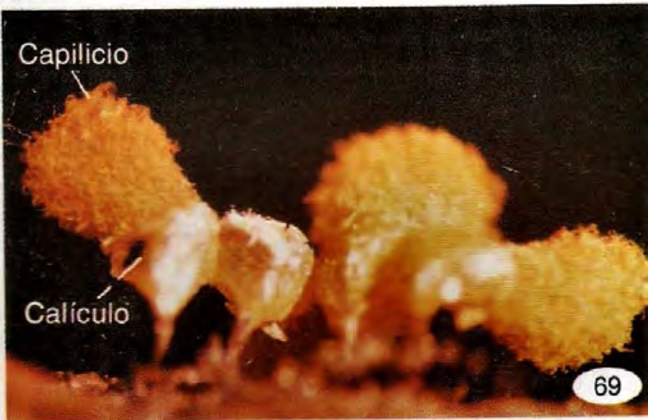

64


Mixamebas
Espora
65

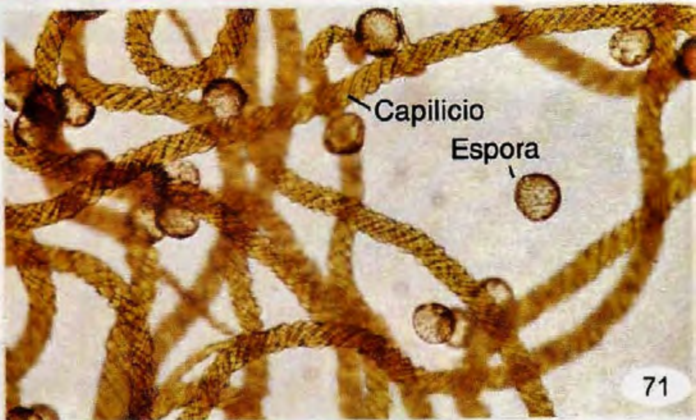

66

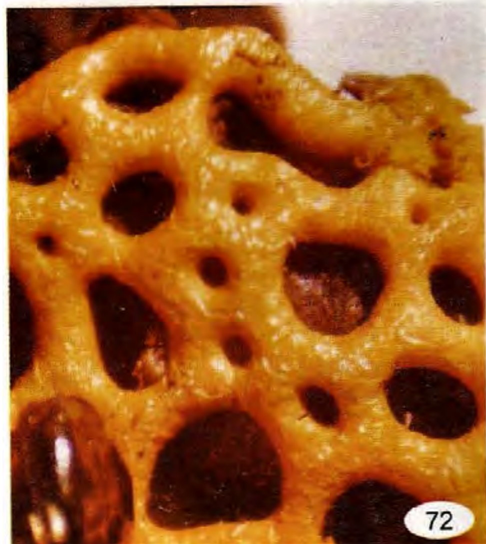

67


68


Capilicio
Calículo
69

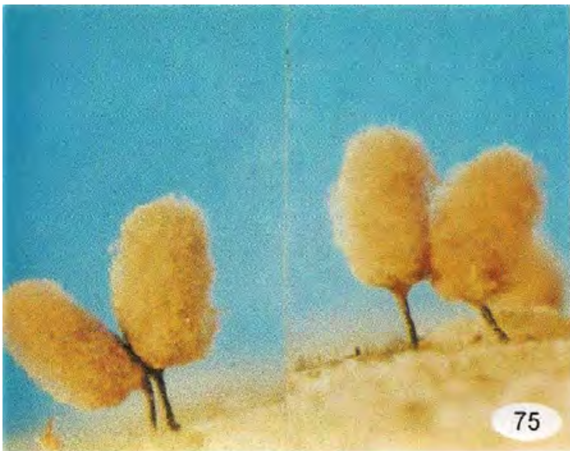

Capilicio
70


Capilicio
Espora
71


72


73


74



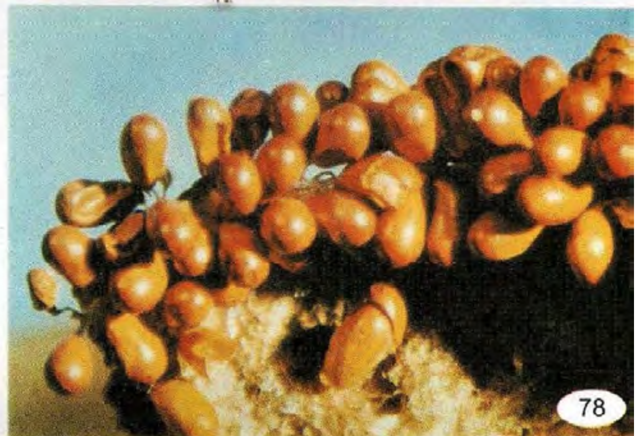
75



76



77



78





79





80



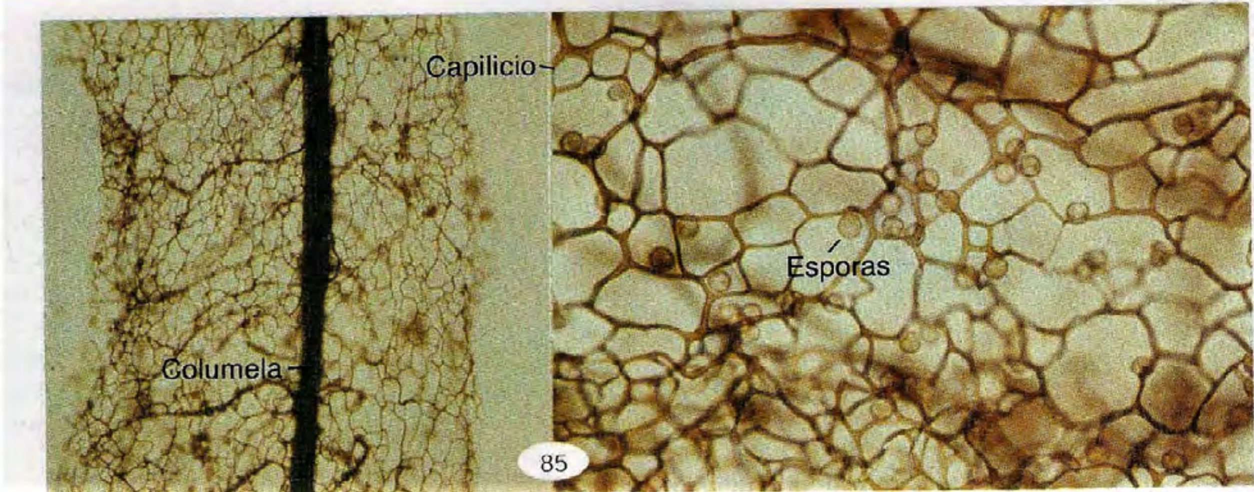

81


82




83


84


Capilicio
Esporas
Columela
85

este fenómeno secretan una gruesa pared celular. Debido a esta membrana resistente y protectora, las esporas pueden vivir en estado de latencia durante varios años, mientras las condiciones del medio no sean favorables para su germinación (en algunos casos hasta 50-60 años).

Al germinar la espora, sale de ella un protoplasto ameboide que se transforma en una mixozoospora piriforme u ovoide, uninucleada, incolora, uniflagelada o con dos flagelos de longitud desigual. Las mixozoosporas, o mixomónades, pueden enquistarse (microquistes) o funcionar como gametas que, por no estar diferenciadas, se designan como + y - (zoogametas), pero generalmente se propagan por bipartición de manera temporal y después de perder el flagelo o los flagelos se convierten en mixamebas, que con frecuencia también se multiplican varias veces por bipartición. Más tarde adquieren el carácter de gametas que copulan por pares en forma isogámica (amebogametas + y -) y originan amebocigotos (mixamebas diploides), que se unen para constituir plasmodios de fusión en los que pueden seguir dividiéndose los núcleos; estos conservan su naturaleza diploide hasta que dichos plasmodios alcanzan un tamaño más o menos grande y empiezan a fructificar. Los plasmodios también pueden crecer por fusión con otros plasmodios de la misma especie y, en ocasiones, no fructifican sino que secretan una envoltura gruesa y se transforman en esclerocios que, al germinar, después de pasar por una vida latente, dan origen a plasmodios activos; al desarrollarse los cuerpos fructíferos , los núcleos de los plasmodios o de las fructificaciones jóvenes presentan una división reduccional; por tanto, las esporas formadas a expensas de cada uno de estos núcleos son haploides.

La subclase Myxogastromycetidae comprende cinco órdenes: Echinosteliales, Liceales, Trichiales, Physarales y Stemonitales. Como se indicó, algunos autores separan este último orden en una subclase propia: Stemonitomycetidae.

Orden Echinosteliales

La fase trófica es un plasmodio incoloro o rosado. Esporóforos globosos diminutos (los más pequeños entre los que presentan los Myxomycetes), pedicelados, con el peridio fugaz o fragmentado en la madurez, de manera que la fructificación adulta queda desnuda o conserva fragmentos del peridio; casi siempre provistos de columela y capilicio. Esporas pálidas, incoloras o poco pigmentadas de alguna coloración blanca, rosada, amarilla o morena; a veces con la pared regularmente areolada. Sólo comprende dos familias: Echinosteliaceae y Clastodermataceae, cada una con un género: *Echinostelium* y *Clastoderma*, respectivamente.

Echinostelium. Los protoplasmodios de todas las especies han sido observados en cultivo; son ameboides y cada uno da origen a un solo esporóforo. Este es globoso, estipitado y erecto, generalmente de color amarillo dorado, rosa o blanco, con el peridio muy delicado, el cual se desintegra en la madurez y sólo queda su base en forma de collar, pero en general es más o menos persistente; la columela es cilíndrica y se divide dicotómicamente en el centro de la fructificación, sin que sus ramas se anastomosen. Esporas esféricas, aparentemente lisas, pero con grandes aumentos del microscopio la pared, de grosor uniforme, se ve con diminutas asperezas y cubierta, de manera parcial, por características placas circulares. *E. minutum* es el representante más común y abundante del género (casi cosmopolita); se desarrolla sobre cortezas de árboles, en particular de pináceas, madera muerta, estiércol y hojarasca; presenta protoplasmodios incoloros; esporangios de color amarillento, rosa pálido o blanco, con un estípite filiforme, blanco o amarillo pálido, dispersos o gregarios, muy pequeños (0.3-0.5 mm de alto por 40-50 µm de diámetro); capilicio escaso, a veces un poco reticulado, constituido por filamentos bifurcados cuyo extremo termina en forma de gancho; esporas pálidas cuando se observan con luz transmitida, blancas o rosadas en masa, casi lisas. *E. roseum* es la especie más pequeña que se conoce entre los mixomicetes (0 .06-0.07 mm, o sea 60-70 µm de alto por 32-35 µm de diámetro); forma protoplasmodios de color rosa pálido; esporangios globosos o subglobosos, estipitados, de color rosado brillante; se desarrolla sobre musgos lignícolas; tiene una distribución restringida (parece ser endémico de Escocia).

Clastoderma (=*Orthetricha*). Protoplasmodio blanco y hialino al principio, después verdoso o negruzco; al madurar da origen a un solo esporóforo globoso y estipitado, cuyo peridio se rompe en la madurez en fragmentos que permanecen adheridos a los filamentos terminales libres del capilicio, que es ramificado y anastomosado y se origina en el ápice de la columela o bien, cuando esta no se presenta, el capilicio se forma en la base del esporangio; esporas verrugosas, morenas o rosáceas brillantes en masa, pálidas con luz transmitida. Comprende una sola especie, *C. debaryanum*, cuyos esporangios dispersos o gregarios alcanzan 0.2 mm de diámetro y presentan un peridio rosado o moreno; columela corta o ausente y un capilicio moreno pálido; el pedicelo es delgado y está diferenciado en dos porciones por un ensanchamiento oval prominente; la superior es translúcida y morena, en tanto que la porción inferior es opaca, por estar rellena de un material granular oscuro. Se desarrolla sobre cortezas de árboles vivos o muertos, sobre todo cuando estas son colocadas en cámara húmeda, así como en restos orgánicos diversos y esporóforos de hongos intemperizados. Es abundante en los trópicos pero también se presenta en las zonas templadas de América y del Viejo Mundo, por lo que puede considerarse cosmopolita.

Orden Liceales (=Cribrariales)

La fase trófica puecte ser de varios tipos; a veces es un protoplasmodio. Los esporóforos son esporangios, etalios o plasmodiocarpos, sin columela ni capilicio, pero con frecuencia hay seudocapilicio en los etalios; peridio membranoso o cartilaginoso; carecen de impregnaciones calcáreas perceptibles a simple vista, pero en el análisis químico y con la utilización

de rayos X se puede comprobar la presencia de sales de calcio. Esporas pálidas o morenas, rara vez oscuras.

Cribraria (fam. Cribrariaceae). Esporangios pedicelados, globosos o piriformes. Peridio maduro en forma de copa o reducido a un disco basal en la parte inferior (**calículo**), reticuliforme y evanescente en la superior; con granulaciones oscuras de dictidina, en los nódulos del retículo; el calículo también tiene gránulos que a veces forman engrosamientos como costillas radiales. Esporas amarillentas, morenas, ocráceas o purpúreas. *C. aurantiaca* es común sobre madera en putrefacción; plasmodio verde o grisáceo; esporangios generalmente anaranjados, globosos, con un pedicelo delgado, erecto o algo curvo, 1-2 mm de alto incluyendo el estípite; este último de 0.6-1.3 mm de alto; calículo bien diferenciado del retículo, llega a la tercera parte o a la mitad inferior del esporangio y su margen libre es denticulado, con gránulos microscópicos dispuestos en tenues costillas que irradian muy juntas desde la base del esporangio; retículo formado por mallas regulares, con nódulos prominentes; esporada de color amarillo dorado.

C. cancellata (=*Dictydium cancellatum*) (fig. 66) es una bella especie de muy fina y delicada estructura, común sobre fragmentos de madera; plasmodio purpúreo u oscuro; esporangios gregarios, subglobosos, deprimidos, fungiformes, generalmente umbilicados en la parte superior, morenos o purpúreos, 1-2 mm de largo, erectos o encorvados en la superior; peridio representado por un calículo rudimentario y una red compuesta de numerosas costillas rígidas meridionales, conectadas por bandas transversales con las que forman mallas casi cuadrangulares; esporas morenas o purpúreas.

Licea (fam. Liceaceae). Por lo común, la fase plasmodial es un protoplasmodio; plasmodiocarpos pulvinados, vermiformes o ramificados; frecuentemente hay etalios o esporangios aislados; estos últimos sésiles, hemisféricos o subglobosos; peridio persistente, más o menos grueso; hipotalo ausente; a veces con seudocapilicio; esporas oliváceas, morenas o hialinas. *L. flexuosa* se desarrolla sobre madera de coníferas; plasmodio amarillento o rosado; plasmodiocarpos laminares o vermiformes, rectos o ramificados, de 1-6 mm de largo; a veces se forman esporangios aislados, hemisféricos, con peridio de color moreno oscuro o amarillento, cartilaginoso, constituido por dos capas íntimamente adheridas; esporada de color amarillo oliváceo.

Reticularia (=*Lyceopsis*) (fam. Reticulariaceae). Los esporóforos son etalios; el seudocapilicio, que se origina en la base de la fructificación, está constituido por membranas y filamentos que con frecuencia forman un retículo; esporas morenas en masa, verrugosas o parcialmente reticuladas. *R. lycoperdon* (=*Lycogala argentea*) al fructificar forma etalios subglobosos o algo comprimidos en sentido vertical, de 2-9 cm de ancho por 1-6 cm de alto, al principio blancos con tonalidad argéntea, después parduscos; hipotalo blanco, conspicuo en la base de las fructificaciones jóvenes, pero en la madurez queda cubierto por el polvo de las esporas; seudocapilicio constituido por placas erectas basales que se ramifican terminando en un conjunto de filamentos aplanados y flexuosos; esporas de color moreno ocre en masa, globosas u ovoides, reticuladas en 2/3 partes de la superficie; es cosmopolita sobre madera muerta. *R. splendens* es otra especie de amplia distribución, muy común sobre todo en Norteamérica; se distingue de la especie anterior por su peridio moreno rojizo y porque el seudocapilicio está constituido por placas membranosas perforadas; esporas globosas o subglobosas cuya superficie presenta 1/3 parte verrugosa y 2/3 partes reticuladas.

Tubifera (fam. Reticulariaceae). Las fructificaciones son esporangios cilíndricos o elipsoides libres, o aglomerados que constituyen un seudoetalio; hipotalo conspicuo, esponjoso, peridio persistente con dehiscencia apical; no hay capilicio pero puede haber seudocapilicio; esporas de color moreno o amarillo, reticuladas o espinosas. *T. ferruginosa* presenta esporangios cilíndricos u ovoides, de 3-5 mm de alto por 0.3-0.4 mm de ancho, generalmente aglomerados en forma de seudoetalios hasta de 15-18 cm de largo, con frecuencia aún más extensos, de color moreno purpúreo, rojizo o pardusco pálido; peridio persistente aun en los seudoetalios compactos, translúcido, iridiscente, con dehiscencia apical; esporas moreno- parduscas en masa, pálidas cuando se observan en el microscopio con luz transmitida, parcialmente reticuladas; se desarrolla en hojarasca y madera muerta; es de distribución cosmopolita.

Lycogala (fam. Lycogalaceae). La fructificación es un etalio subgloboso o cónico de tamaño variable (3 mm - 2 cm); peridio membranoso, resistente, elástico, constituido por dos o más capas superpuestas; seudocapilicio hialino o grisáceo, liso o rugoso. *L. epidendrum* (fig. 67) es común en los bosques, sobre troncos caídos y fragmentos de madera; plasmodio blanco, amarillento o rojo coral; etalios aislados o en grupos densos, esferoidales, sésiles, de 3-1 5 mm de diámetro, amarillo-grisáceos, rosados, oliváceos, morenos o casi negros; seudocapilicio unido a la capa interna del peridio; esporada rosada o grisácea, que con el tiempo se vuelve ocre.

Orden Trichiales

La fase trófica es un afanoplasmodio, un faneroplasmodio o un tipo intermedio entre estos. Los esporóforos son esporangios sésiles o pedicelados, o bien plasmodiocarpos; carecen de columela; presentan un peridio persistente; capilicio abundante, fibriforme, con diferentes ornamentaciones, estereonemado o celonemado; en varios casos hay eláteres; esporas grisáceas o de colores brillantes, pálidas, amarillas, anaranjadas, rojas, rosadas u oliváceas.

Calomyxa (=*Margarita*) (fam. Dianemaceae). Comprende una sola especie, *C. metallica* (=*M. metallica*), que se desarrolla sobre madera inerte. Plasmodio hialino; esporangios sésiles, globosos, solitarios o agrupados, de 0.5-1 mm de diámetro, de color gris perla o bronceado, iridiscente y con brillo metálico; a veces se forman plasmodiocarpos; peridio simple, translúcido; capilicio elástico, estereonemado con filamentos

sinuosos, poco ramificados y con pequeñas espinas; esporada rosada, grisácea o amarillenta.

Trichia (fig. 68) (fam. Trichiaceae). Esporangios sésiles o pedicelados; capilicio libre, formado por eláteres acuminados en ambos extremos y con características bandas en espiral, lisos o espinosos, de grosor uniforme o con nódulos e hinchamientos; esporas reticuladas o verrugosas. *T. lutescens* vive sobre madera inerte; plasmodio rosado; esporangios sésiles o con un pedúnculo muy corto, aislados o en pequeños grupos globosos o pulvinados, amarillos u oliváceos, de 0.2-0.7 mm de diámetro; peridio membranoso; eláteres simples o ramificados, de color amarillo pálido; esporada amarilla u olivácea. También son frecuentes *T. scabra*, *T. javoginea*, *T. varia* y *Metatrichia vesparium*; esta última se desarrolla en los nidos de avispas.

Hemitrichia (fam. Trichiaceae). Esporangios sésiles o pedunculados; capilicio elástico, reticuliforme, constituido por filamentos que presentan de dos a seis bandas espiraladas continuas, a veces fragmentado en elementos parecidos a eláteres libres que pueden confundirse con los eláteres característicos del género anteriormente descrito. *H. clavata* es común sobre maderas inertes, en bosques de regiones templadas; plasmodio hialino o rosado; esporangios pedunculados, gregarios, claviformes o turbinados, amarillos u oliváceos, de 1-3 mm de alto incluyendo el estípite; este último delgado, muy reducido o hasta de 1.5 mm de alto; peridio membranoso, evanescente en la parte superior; calículo persistente, en forma de copa; capilicio amarillo oliváceo; esporas de color amarillo pálido. Otras especies cuyos esporangios tienen un calículo persistente, muy comunes en los bosques templados, sobre fragmentos húmedos de madera, son *H. calyculata* y *H. stipitata* (figs. 69-71). *H. serpula* forma vistosos plasmodiocarpos amarillos, serpentiformes, reticulados (fig. 72).

Arcyria (fam. Trichiaceae). Esporangios cilíndricos u ovoides, sésiles o, más frecuentemente, pedunculados. Peridio evanescente, excepto en la parte basal donde se conserva como calículo; capilicio reticuliforme, elástico, celonemado; comúnmente, los filamentos terminales están unidos al calículo o al estípite y presentan diversas ornamentaciones, verrugas, espinas o relieves semianulares. *A. denudata* es común sobre madera en putrefacción; tiene plasmodio blanco; esporangios pedunculados, ovoides o elípticos, de color rojo carmín o moreno rojizo, aproximadamente de 1 mm de ancho y 2-3 mm de alto, incluyendo el estípite; este último de 0.5-1 mm de alto; capilicio y esporas de color rojo pálido. También son frecuentes *A. nutans*, *A. insignis*, *A. incarnata*, *A. versicolor* y *A. cinerea*. Esta última puede ser cultivada con facilidad en el laboratorio. Algunos autores separan este género en la familia Arcyriaceae. *A. nutans* (fig. 73) forma esporangios gregarios, cilíndricos, de 1.5-2 mm de altura y 0.3-0.5 mm de ancho, pero alcanzan hasta 4-12 mm de altura, primero de color amarillo brillante y después tornándose ocráceos; con estípite corto o sésil; peridio fugaz que deja un calículo concoloro; capilicio concoloro, muy elástico; esporas ocráceas en masa, casi incoloras con luz transmitida, algo verrugosas; plasmodio blanco, acuoso. De distribución cosmopolita sobre madera muerta. *A. insignis* (figs. 74-75) presenta esporangios más pequeños que la especie anterior, 0.5-1.5 (a veces hasta 3) mm de altura, estipitados, de color carne, pero ocasionalmente volviéndose amarillentos; esporas rosadas en masa, casi hialinas vistas al microscopio, con pocas e inconspicuas verrugas; plasmodio blanco, acuoso.

Orden Physarales

La fase trófica es un faneroplasmodio. Los esporóforos presentan columela en varias especies, pero esta estructura puede estar ausente; tienen partículas calcáreas en el peridio, en el capilicio o en ambos; las esporas son morenas cuando están aisladas; en conjunto (masa de esporas o esporada) oscuras, morenopurpúreas o violáceas. Comprende dos familias: Physaraceae (con gránulos o nódulos calcáreos tanto en el peridio como en el capilicio) y Didymiaceae (sólo es calcáreo el peridio).

Badhamia (fam. Physaraceae). Esporangios sésiles o pedunculados, con gránulos calcáreos en el peridio y en el capilicio; peridio simple (de una sola capa); columela presente en algunos casos; capilicio reticuliforme. *B. lilacina* es común en lugares húmedos, sobre restos vegetales; plasmodio hialino o amarillo; esporangios sésiles, globosos u ovoides, aproximadamente de 0.5 mm de diámetro, densamente agrupados, lisos o algo rugosos, blancos, rosados o lilas; carece de columela pero tiene una seudocolumela formada por el agrupamiento más denso del capilicio cerca de la base del esporangio.

Craterium (fam. Physaraceae). Esporangios globosos, cilíndricos o ciatiformes (en forma de copa), pedicelados o sésiles; peridio cartilaginoso, con incrustaciones calcáreas, persistente en su parte inferior a manera de una copa corta y ensanchada hacia arriba; **dehiscencia** apical, **circuncísil** (circular), por desprendimiento de una tapa preformada (**opérculo**) o irregular; capilicio hialino, blanco o moreno, filamentoso, tubular, con nódulos calcáreos que constituyen una seudocolumela central; esporas oscuras en masa (esporada), rosadopurpúreas, purpúreas o negras. *C. minutum* (fig. 76) presenta esporangios en forma de copa, de morenos a rojizos y a oliváceos, pedicelados o sésiles, dispuestos en grupos, de 0.2-0.8 mm de diámetro por 0.3-1.5 mm de alto, con el peridio grueso, formado por dos capas, de las cuales la externa es cartilaginosa, poco calcárea, y la interna membranosa y blanca debido a la abundancia de incrustaciones de carbonato de calcio, dehiscente por la separación de un opérculo delimitado por un anillo; hipotalo conspicuo, discoide, capilicio blanco u ocráceo; esporas negras en masa, violáceas o morenas con luz transmitida, finamente verrugosas; plasmodio blanco, amarillo o anaranjado; se desarrolla sobre hojas o ramas muertas, a veces en cortezas y madera; más o menos cosmopolita, común en Europa y Norteamérica. *C. leucocephalum* es una especie cosmopolita, gregaria, muy variable en tamaño, forma y color; en ocasiones desarrolla plasmodiocarpos; los esporangios generalmente presentan un pedicelo corto y de color moreno oscuro, son cilíndricos, globosos o ciatiformes y tie-

nen un opérculo, aunque este puede estar mal definido; muestran colores de blanquecinos a morenos y rojizos, con tonalidades más oscuras en la parte inferior, la cual es persistente y, después de la dehiscencia, conserva la trama del capilicio que es blanco u ocráceo.

Fuligo (=*Aethalium*) (fam. Physaraceae). Las fructificaciones son etalios que constituyen masas subglobosas compuestas por esporangios o plasmodiocarpos tubulares, entrecruzados y mal definidos, cada uno de ellos envuelto por una costra calcárea; a veces se forman plasmodiocarpos aplanados y reticuliformes; en la base de dichas fructificaciones se conserva un hipotalo bien definido; capilicio formado por filamentos hialinos, tubulares, con nódulos calcáreos. *F. septica* (fig. 77), llamado vulgarmente, por su forma y hábitat, "flor de tanino" o "flor de los curtidores". Es una especie que tiene numerosas variedades, muy comunes sobre cortezas de árboles, fragmentos de madera y tierra con restos vegetales, así como en los desperdicios leñosos de las tenerías; tiene plasmodios amarillos, blancos o de color crema; etalios pulvinados, ocasionalmente algo reticuliformes y con el aspecto de plasmodiocarpos, de tamaño variable, desde 2-5 mm de diámetro hasta 20-30 cm de largo por 2-3 cm de ancho, blancos, moreno-violáceos, amarillentos, verdosos u ocráceos; peridio frágil, calcáreo; capilicio con nódulos calcáreos; su ciclo biológico es uno de los mejor conocidos, porque fue descrito desde el siglo pasado por el naturalista alemán Enrique Antonio de Bary, considerado por varios autores como el fundador de la micología.

Physarella (fam. Physaraceae). Esporangios gregarios, de forma cilíndrica, de copa, de campana o de dedal, sésiles o, más frecuentemente, con un estípite hueco; en ocasiones, la fructificación es un plasmodiocarpo; el peridio es membranáceo, firme, y presenta incrustaciones de carbonato de calcio; capilicio constituido por una delicada red de filamentos tubulares, casi desprovistos de nódulos calcáreos, y por espinitas o espigas (simples o algo ramificadas) de carbonato de calcio unidas a la superficie interna de las paredes externas del peridio; esporas oscuras en masa. *Ph. oblonga* (=*Perichaena pseudoaecidium*), la única especie del género, forma esporangios hasta de 3 mm de altura total por 1 mm de diámetro; el peridio es verdoso o incoloro con escamas calcáreas que pueden estar esparcidas o dispuestas en una costra casi continua; la dehiscencia es característica porque el peridio se rompe en la parte superior, en segmentos o lóbulos que, al volverse reflejados, dejan expuestas las espinitas o espigas calizas del capilicio, así como una seudocolumela cilíndrica tubular, lisa, que se forma al proyectarse las paredes internas del peridio; el pedicelo, cuando está presente, es cilíndrico o aplanado, rojo, translúcido; hipotalo conspicuo; esporas globosas, punteadas, morenas con tonalidades violáceas. Esta especie es común sobre hojas y madera muerta en los trópicos; también se desarrolla, en las zonas templadas de ambos hemisferios; su distribución es más amplia en América; rara en Europa.

Physarum (fig. 80) (fam. Physaraceae). Esporangios sésiles, pedunculados; también se forman plasmodiocarpos; el peridio es simple o doble (en este último caso con dos capas más o menos separables una de la otra); con gránulos de carbonato de calcio tanto en el peridio como en el capilicio (pueden formar costras y nódulos, respectivamente, cuando son abundantes); capilicio reticuliforme, constituido por filamentos hialinos con expansiones vesiculosas. *Ph. Polycephalum* (figs. 57-65) es muy usado en estudios de biología experimental debido a que puede ser cultivado con facilidad en el laboratorio; común sobre maderas y hojas en putrefacción; a veces también invade plantas vivas; plasmodio amarillo; esporangios de color gris ceniciento o amarillos, pedunculados, esferoidales y lobulados, sinuosos y con relieves y circunvoluciones, de 1.5-2 cm de alto, aislados o agrupados en un estípite común fasciculado. *Ph. serpula* forma plasmodiocarpos amarillentos u ocráceos, delgados (0.3 mm de diámetro), serpentiformes, anulares o reticulados; vive sobre sustratos vegetales (hojas y ramas muertas). *Ph. cinereum* forma plasmodios azulosos que se extienden, a veces considerablemente, en los prados cultivados. *Ph. nicaraguense* se desarrolla en la región tropical centroamericana. *Ph. pezizoideum*, que entre otras de las especies aquí citadas forma parte de la micobiota mexicana, semeja en miniatura los hongos del género *Peziza*. *Ph. flavicomum* (fig. 79) tiene esporangios pedicelados, esferoidales o lenticulares, gregarios, pequeños, de 1-2 mm de alto por 0.3- 0.5 mm de diámetro, amarillentos o grisáceos; con el peridio iridiscente, poco calcáreo, dehiscente por el desprendimiento de parches, persistiendo sólo la base; pedicelo delgado, cilíndrico, más o menos largo y retorcido, moreno, translúcido; sin columela; capilicio abundante, hialino, a veces ramificado; esporas esféricas, moreno-grisáceas en masa, moreno-violáceas en luz transmitida, finamente punteadas. Esta especie, de distribución casi cosmopolita sobre la madera muerta de los bosques, puede ser cultivada con relativa facilidad, igual que *Ph. polycephalum*, en medios semisintéticos líquidos.

Leocarpus (fam. Physaraceae). Comprende una sola especie, *L. fragilis* (fig. 78), con un plasmodio amarillo anaranjado y esporangios lisos, brillantes, de color moreno rojizo o amarillento, de 1-2 mm de largo, gregarios, obovoides, sésiles o con un corto pedúnculo; peridio libre, con la capa externa gruesa, cubierta de depósitos calcáreos, y la interior delgada y hialina; capilicio formado por dos sistemas diferentes: una red de filamentos hialinos carentes de carbonato de calcio y otra más ancha constituida por filamentos impregnados de carbonato de calcio; no hay columela, pero a veces existe un depósito calcáreo en el centro (seudocolumela); común sobre musgos y restos leñosos en putrefacción.

Didymium (fam. Didymiaceae). Esporangios sésiles o pedunculados; pueden formarse plasmodiocarpos; peridio delgado, membranoso o cartilaginoso, cubierto por una capa de cristales calcáreos; capilicio simple o algo ramificado, generalmente sin nódulos calcáreos; columela casi siempre globosa, presente en la mayor parte de las especies. *D. nigripes* es una especie cosmopolita que vive sobre hojas y ramas muertas; plasmodios grises o incoloros; esporangios con

un estípite erecto y delgado, globosos o hemisféricos, gregarios, de 0.3-0.5 mm de diámetro, de color moreno oscuro, cubiertos de pequeños cristales calcáreos; hipotalo, estípite y columela de color moreno oscuro o negro; capilicio incoloro o moreno claro, poco ramificado. *D. iridis* se desarrolla en hojas muertas, fragmentos de madera, musgos y, con menos frecuencia, en estiércol viejo de animales herbívoros; su distribución es cosmopolita; forma esporangios gregarios, blancos, pedicelados, esféricos o subesféricos, casi siempre con una pequeña depresión u ombligo en la parte superior, hasta de 1.5 mm de altura total (incluyendo el peridio) y 0.7 mm de diámetro (el saco esporífero); el peridio es delgado, membranáceo, pálido y por lo común densamente cubierto con cristales calcáreos; pedicelo estriado, erecto, delgado, amarillento y translúcido; columela globosa o subglobosa, blanquecina; capilicio incoloro o moreno amarillento pálido, constituido por filamentos ramificados; esporas morenas en masa, ligeramente violáceas con luz transmitida, casi lisas o con finas verruguitas.

Diderma (fam. Didymiaceae). Esporangios sésiles o pedunculados; a veces se forman plasmodiocarpos; peridio constituido por dos capas e impregnado de gránulos o depósitos cristalinos de carbonato de calcio; capilicio simple o ramificado, sin nódulos calcáreos. *D. montanum* es común en lugares húmedos sobre hojas muertas y musgos; esporangios aislados o en pequeños grupos, subglobosos, de 0.6-0.8 mm de diámetro, blancos o rosados, pedunculados; capilicio hialino, ramificado; columela globosa, pequeña, morena o rojiza. *D. floriforme* (fig. 81) presenta esporangios estipitados, globosos o piriformes, gregarios, moreno-claros, rojos u oscuros, con la capa externa del peridio cartilaginosa y la interna membranácea; en la dehiscencia se forman lóbulos que se abren como los pétalos de una flor, persistiendo la base de la fructificación entera, a manera de copa; columela claviforme, morena, prominente, calcárea; capilicio abundante, filamentoso, moreno oscuro, ramificado y anastomosado; esporas morenas o negras en masa, moreno-purpúreas con luz transmitida, provistas de pequeñas verrugas piramidales esparcidas en la superficie. De amplia distribución sobre madera podrida en las regiones templadas del hemisferio norte.

Diachea (fam. Didymiaceae). Este género se considera intermedio entre Physarales y Stemonitales, por lo que varios autores lo han colocado en este último orden. Esporangios pedunculados o sésiles; peridio hialino, iridiscente; capilicio reticuliforme, purpúreo; en las especies pedunculadas, el estípite y la columela contienen partículas calcáreas. *D. leucopodia* (fig. 82) vive sobre restos vegetales en descomposición; esporangios gregarios, cilíndricos, de 0.7-1 .2 mm de alto por 0.3-0.8 mm de ancho, de color azul iridiscente, moreno o purpúreo, con el pedúnculo erecto, blanco; hipotalo bien desarrollado.

Orden Stemonitales (=Amaurochaetales)

Algunos autores separan este orden de los otros órdenes de mixomicetes endospóricos en la subclase Stemonitomycetidae. Su fase trófica es un afanoplasmodio. El desarrollo del esporóforo es estemonitoide. Peridio y capilicio sin partículas calcáreas; capilicio generalmente reticuliforme y de color oscuro; esporada negra o morena purpúrea. Las esporas germinan por un poro y no por fragmentación de su pared como en los cuatro órdenes anteriores. Comprende una sola familia, Stemonitaceae, de la que se mencionan *Amaurochaete*, *Comatricha*, *Stemonitis* y *Lamproderma*.

Amaurochaete. Etalios pulvinados, compuestos por esporangios vermiformes, tubulares, compactos y confluentes; capilicio formado por filamentos irregulares, vesiculosos, de color moreno purpúreo; columela negra e irregularmente ramificada; esporada negra; hipotalo oscuro. *A. atra* (=*A. fuliginosa*) vive sobre restos de coníferas; plasmodio blanco o amarillento; etalio pulvinado o subgloboso y con un pequeño estípite formado por el hipotalo, de 0.5-8 cm de diámetro, brillante, negro purpúreo; peridio frágil, alveolado y evanescente; al caer el peridio, persiste la columela ramificada o reticulada que sostiene la red del capilicio.

Comatricha. Esporangios cilíndricos o globosos, pedicelados, dispersos o gregarios en forma laxa o densa; la columela es una continuación del pedicelo y generalmente alcanza el ápice de la fructificación ramificándose en el interior del esporangio, formando la red del capilicio, cuyas últimas ramas están casi siempre libres; el peridio, por tanto, también está libre, por lo común evanescente; las esporas son oscuras, negras, ferruginosas o purpúreas en masa, moreno-violáceas, a veces pálidas con luz transmitida. *C. typhoides* (fig. 83) es la especie más común del género; tiene esporangios esparcidos o gregarios, cilíndricos, con frecuencia adelgazados hacia el ápice, erectos o arqueados, de color moreno amarillento o blanquecino, hasta de 5 mm de alto por 0.5 mm de diámetro; el peridio es peristente o tardíamente fugaz quedando su base, después de la dehiscencia, en forma de copa y sobre ella la cámara esporífera constituida por la red densa y morena pálida del capilicio; pedicelo oscuro, rojo o casi negro, más pálido en la base, a veces con una capa plateada; hipotalo conspicuo, moreno rojizo; esporas de color lila en masa, pálidas con luz transmitida, algo punteadas y con grupos aislados de verrugas oscuras; se desarrolla en madera podrida y hojarasca; es común y cosmopolita.

Stemonitis. Esporangios cilíndricos o plumosos, pedunculados, solitarios o fasciculados. El pedúnculo se prolonga hasta el ápice del esporangio y en el interior de este último recibe el nombre de columela; capilicio reticuliforme, constituido por filamentos adheridos a la columela. *S. splendens* es común en los bosques sobre fragmentos de madera; plasmodio blanco o amarillo pálido; esporangios cilíndricos, fasciculados, de 6-20 mm de alto, incluyendo el estípite; este es delgado, negro, de 1-4 mm de alto; columela filiforme, rígida; capilicio compuesto por filamentos que irradian de la columela formando un retículo; esporada purpúrea; hipotalo blanco o purpúreo. Otras especies comunes son *S. axifera* (figs. 84-85) y *S. fusca*.

Lamproderma. Esporangios generalmente pedunculados, esféricos o elipsoidales; como excepción dentro de su familia presenta cristales calcáreos en la

base; pedúnculo negro; peridio membranáceo más o menos persistente y con colores iridiscentes; columela cilíndrica o claviforme, desarrollada hasta la parte media del esporangio; capilicio fonnado por filamentos anastomosados que irradian de la parte superior de la columela. *L. scintillans* es común sobre hojas y ramas muertas; plasmodio hialino: esporangios globosos, con un pedúnculo delgado, solitarios o en pequeños grupos, erectos, de color moreno bronceado o azuloso, iridiscentes, de 1-1.5 cm de alto, incluyendo el estípite, que mide de 0.7-1 mm de alto; columela cilíndrica, truncada; capilicio formado por filamentos rígidos y ramificados. Algunos autores separan este género en la familia Lamprodermaceae.

CLASE PLASMODIOPHOROMYCETES

Algunos autores incluyen esta clase en la división Mastigomycota del reino Myceteae; es decir, la consideran dentro de los verdaderos hongos, suponiendo que la formación del plasmodio en los representantes de la mencionada clase sólo tiene una semejanza casual con los plasmodios de los mixomicotas, pero sin que exista una relación directa con ellos. Otros autores piensan, de igual manera, que la clase de los plasmodioforomicetes tiene más afinidad con los hongos verdaderos que con los mixomicotas., y colocan a sus representantes entre las supuestas formas primitivas de la división que comprende a dichos hongos verdaderos: Eumycota, ya sea dentro de una u otra de las antiguas clases Archimycetes o Phycomycetes, pero siempre dentro de un solo orden denominado Plasmodiophorales (a veces se incluyen en el orden Myxochytridiales) y una sola familia, Plasmodiophoraceae. Es probable que esta relación sea correcta, pero, por otro lado, la formación de plasmodios desnudos y otras características de su ciclo biológico permiten conservar a los plasmodioforáceos como única familia de su clase, pudiendo quedar ésta dentro de la división de los mixomicota, al menos mientras no haya un acuerdo general entre los micólogos respecto a las relaciones filogenéticas de dicha clase de los plasmodioforomicetes.

La familia Plasmodiophoraceae comprende varios géneros, de los cuales dos han sido mejor estudiados porque incluyen especies patógenas de plantas de importancia económica. Estos géneros son *Plasmodiophora* y *Spongospora*. Los diversos miembros de la familia son parásitos de algas, hongos y, especialmente, fanerógamas.

La fase vegetativa está representada por protoplastos ameboides multinucleados que son plasmodios de dos tipos, uno relacionado con la fase de reproducción asexual y el otro con la de reproducción sexual. En la fase asexual, el plasmodio se fragmenta en esporas inmóviles o quistes, con carácter de resistencia por estar provistas de una cápsula de secreción; estas esporas, al germinar, dan origen a protoplastos uninucleados con dos flagelos desiguales, denominados zoosporas o mixozoosporas que, según ciertos autores, son las que inician la fase sexual porque pueden copular ante de penetrar al hospedante, funcionando como amebogametas, de manera que los elemento infectantes son los amebocigotos; sin embargo, parece que estos generalmente se originan después de que las mixozoosporas se transforman en mixamebas y estas en el tipo plasmodial de ia fase asexual que es el plasmodio **esporangiógeno**, porque se transforma en un esporangio que da origen a zoosporas; estas pierden los flagelos y se transforman en las amebogametas que se fusionan por pares. De cada par fusionado se forma un amebocigoto que da origen al tipo plasmodial de la fase sexual o plasmodio **cistógeno**, capaz de esporular, pero las esporas que se forman en este caso son esporas inmóviles o quistes, que pueden permanecer aisladas o agrupadas en soros; a veces, estos tienen un número definido de quistes, por ejemplo cuatro en *Tetramyxa*, ocho en *Octomyxa* y numerosos en *Polymyxa* y *Spongospora*.

No es posible distinguir los dos tipos de plasmodios en las etapas iniciales de su desarrollo, ni las causas intrínsecas y extrínsecas que determinan la formación de zoosporas o de quistes, pero sí es factible que los plasmodios jóvenes produzcan zoosporas, y los que se desarrollan después de un tiempo de la infección inicial, quistes.

Cada quiste, al germinar, produce una zoospora. Las zoosporas que se originan de los quistes se denominan zoosporas quísticas o zoosporas primarias; estas son muy semejantes a las que se forman en los zoosporangios, las que reciben el nombre de zoosporas esporangiales o zoosporas secundarias, pues los dos tipos de zoosporas presentan dos flagelos anteriores de diferente longitud (**heterocontas**), ambos del tipo látigo, y tienen la capacidad de penetrar en las células de sus hospedantes.

La forma infectante del hongo es la zoospora; esta pierde sus flagelos cuando se adhiere al hospedante y penetra a una célula del mismo por medio de un estilete o aguijón protráctil, alojado en un tubo o vaina situado alrededor del **axonema**, que es la base intracelular de los flagelos. Este modo de penetración de la zoospora en su hospedante parece ser exclusivo de los hongos plasmodioforáceos.

En seguida se estudiarán las dos especies más importantes desde el punto de vista económico debido a las enfermedades que causan a ciertas plantas de cultivo: *Plasmodiophora brassicae* y *Spongospora subterranea*.

P. brassicae (figs. 86-87) parasita las raíces de algunas plantas crucíferas del género Brassica (col, nabo, colinabo); causa la enfermedad llamada hernia de las coles, hernia de las crucíferas o digital. Las esporas (quistes) de esta especie son capaces de mantenerse vivas en la tierra hasta por 10-12 años. Cuando las condiciones del medio son favorables, las esporas germinan; se ha comprobado que una humedad superior al 45% y un pH algo ácido en el suelo son los factores que especialmente permiten la germinación

de las esporas, en tanto que la desecación, o un pH alcalino, impiden su desarrollo. De cada espora sale un protoplasto ameboide que da origen a una mixozoospora ovoide o piriforme con dos flagelos de diferente longitud implantados en el extremo más angosto de dicha espora flagelada. Esta emigra hacia la superficie de un pelo absorbente de su hospedante debido a un quimiotactismo especial, pierde los flagelos y se transforma en mixameba un poco antes o inmediatamente después de atravesar la membrana del pelo absorbente. La mixameba evoluciona en el citoplasma del pelo absorbente dividiendo su núcleo varias veces sin que haya citodiéresis, para formar un plasmodio que da origen a cuerpos esféricos o gametangios delimitados por una pared bien definida; en el interior de los gametangios se desarrollan zoogametas (a veces consideradas como zoosporas), con dos flagelos de diferente longitud, que copulan por pares (copulación isogámica), forman amebocigotos que se desplazan hacia las células de la corteza y ahí producen plasmodios jóvenes por divisiones promitóticas de sus núcleos. Los amebocigotos y los plasmodios jóvenes emigran de una célula a otra, perforando las paredes celulares, hasta llegar a las células del cambium; de ahí se distribuyen a distintos niveles de la raíz para invadir posteriormente las células del parénquima cortical en las que se desarrollan. Las células del cambium y las vasculares, al ser estimuladas por la presencia del parásito, empiezan a reproducirse muy activamente; por otra parte, las células corticales parasitadas se dividen junto con los plasmodios que contienen y, por tanto, aumenta el número de células parasitadas, puesto que los plasmodios se fragmentan y queda una parte de ellos en cada célula hija. Esto provoca una **hiperplasia**; por este fenómeno de proliferación celular y por la **hipertrofia**, o crecimiento exagerado de las células parasitadas, aumenta el tamaño del órgano afectado. La manifestación externa de estos cambios es la formación de nódulos y protuberancias claviformes o fusiformes en las raíces invadidas, a la cual se debe el nombre vulgar de la enfermedad que causa la especie aquí descrita. Estos síntomas van acompañados por languidez de las hojas o por suspensión del crecimiento y marchitez general de la planta.

Cuando los plasmodios se desarrollan, tanto el esporangiógeno como el cistógeno pasan por una fase llamada **acariótica**, debido a que los núcleos pierden su afinidad por los colorantes comunes, además de que se vuelven vacuoliformes e inconspicuos. Después se presenta la fase mitótica, en la que los núcleos adoptan nuevamente su estructura característica, se dividen varias veces por cariocinesis típica y, finalmente, cuando se forman los quistes en el plasmodio cistógeno, pasan por una cariocinesis heterotípica o reduccional (meiosis). En los plasmodios cistógenos, la fase acariótica parece corresponder al proceso inicial de la meiosis.

En algunas fases del desarrollo de los plasmodioforáceos, en los dos tipos de plasmodios antes citados, se presenta una modalidad de división nuclear característica del grupo, antes de la fase acariótica; en dicha división, los cromosomas se disponen alrededor del nucléolo alargado, de manera que en posición lateral se observan formando con este una cruz, por lo que a dicha modalidad de división se le llama **división cruciforme**; en ella., cuando los cromosomas se duplican en la metafase, emigra un anillo de cromosomas a cada polo del huso acromático intranuclear que envuelve al nucléolo. Por otra parte, las divisiones nucleares mitóticas típicas, que se presentan en otras fases del ciclo biológico de los plasmodioforáceos, no son cruciformes.

El protoplasma del plasmodio cistógeno se fragmenta en tantas porciones como núcleos tiene; a partir de cada núcleo se forma una espora esférica con cápsula de secreción más o menos gruesa; entonces, el plasmodio se transforma en una masa de esporas que no está delimitada por una pared esporangial, sino por la pared de la célula parasitada, y se conserva durante cierto tiempo en la cavidad de la célula ya muerta del hospedante.

Los tejidos lesionados no cicatrizan porque en ellos se suspende la actividad del felógeno y, por tanto, quedan expuestos a la invasión secundaria por bacterias que ocasionan la putrefacción de dichos tejidos. Las esporas quedan libres en el suelo cuando se desintegran los tejidos de las raíces enfermas, por medio de la acción bacteriana, y pueden iniciar, pronto o después de mucho tiempo, un nuevo ciclo, cuando en el terreno infectado haya cultivos de crucíferas susceptibles al parásito.

El control de la enfermedad se logra utilizando tierra libre del parásito en los almácigos, para evitar la infección en el momento del trasplante, puesto que este es uno de los principales medios de dispersión del microbio. Una buena medida protectora es el uso de cloruro mercúrico en la proporción 1:1500 para desinfectar los vegetales de semilla que se van a trasplantar. En muchos casos da buen resultado la neutralización de la acidez del suelo añadiendo carbonato de calcio para disminuir la intensidad de la infección, pero esta práctica tiene sus limitaciones, por ejemplo, cuando se hacen cultivos mixtos o rotatorios con otras plantas. Un campo infectado debe descartarse para el cultivo de crucíferas, a menos que puedan utilizarse variedades resistentes a la enfermedad.

Spongospora subterranea tiene un ciclo biológico semejante al de la especie anterior, pero las esporas resultantes de la fragmentación del plasmodio se forman en bolas o grupos esferoidales (**cistosoros**) que, debido a la presencia de canales internos irregulares, tienen un aspecto esponjoso. Causa la enfermedad llamada sarna pulverulenta o sarna profunda de la papa, que se caracteriza por la formación de protuberancias y pústulas en la piel de los tubérculos enfermos. Estas lesiones son profundas y están recubiertas de un polvo pardo o amarillento constituido, principalmente, por las esporas del agente patógeno. Experimentalmente, se ha demostrado que el parásito es capaz de producir nódulos o agallas en las raíces de la papa y del tomate.

En algunos países se han obtenido variedades de papa resistentes al parásito, pero como la enfermedad es poco frecuente, no se han hecho suficientes estudios para demostrar la eficacia de otros procedimien-

tos específicos de control. *S. subterranea* en su forma *nasturtii* es patógena del berro, planta crucífera del género *Nasturtium*.

Otros géneros de plasmodioforomicetes comprenden especies que parasitan algas, hongos y plantas vasculares: *Sorosphaera* ataca plantas vasculares, por ejemplo *S. veronicae* parasita escrofulariáceas del género *Veronica*. Las especies de *Tetramyxa* parasitan raíces de plantas palustres; las de *Octomyxa*, hifas de hongos del género *Saprolegnia*. *Polymyxa*, por ejemplo *P. betae*, parasita plantas quenopodiáceas del género *Beta* (betabel y remolacha); *Woroninia* parasita algas del género *Vaucheria* y hongos de los géneros *Pythium* y *Saprolegnia*, y *Sorodiscus* algas del género *Chara*.

Hongos verdaderos

Capítulo 6

División Eumycota, I

Subdivisión Phycomycotina. Ficomicetes

CARACTERES GENERALES

El nombre ficomicetes significa algas-hongos, y fue aplicado a este grupo de organismos por los primeros micólogos, por tener caracteres muy semejantes a las algas crisofitas del orden Heterosiphonales y a las algas verdes del complejo orden Siphonales (ahora fragmentado en varios órdenes); por esta razón también se les ha llamado Siphonomycetes. En realidad, con excepción de la presencia de cloroplastos en las algas Siphonales, los ficomicetes tienen muchos rasgos similares en su morfología, estructura y reproducción con las algas mencionadas, por lo que algunos micólogos piensan que estos hongos representan algas degeneradas que han perdido su clorofila. Pringsheim, en 1858, al estudiar los ficomicetes acuáticos, colocó los géneros del orden Saprolegniales entre las algas Siphonales. Sin embargo, la ausencia de clorofila y otros pigmentos fotosintéticos, así como su nutrición heterótrofa, permiten colocar a los ficomicetes dentro de los hongos, y en la actualidad casi todos los micólogos así los consideran. Como caracteres básicos de los ficomicetes, que los distinguen de los demás hongos, están los siguientes: *a)* el micelio, cuando existe, es típicamente cenocítico; *b)* las esporas asexuales se producen comúnmente dentro de esporangios, y *c)* al efectuarse la reproducción sexual se obtienen elementos de resistencia que pueden ser oosporas o cigosporas, según los grupos.

La morfología de los ficomicetes es muy diversificada. Se encuentran desde los más sencillos hasta los más desarrollados, en los que existe un verdadero micelio. Los más simples y primitivos constan de una célula uninucleada; en otros, la célula es multinucleada y a veces tienen rizoides o haustorios, según sean saprobios o parásitos, por medio de los cuales el talo unicelular se fija al sustrato. En especies más avanzadas, se encuentra ya un escaso micelio, representado por unas cuantas hifas multinucleadas, pequeñas, sencillas y poco ramificadas. Las formas más diferenciadas, que constituyen la mayoría de estos hongos, tienen un verdadero micelio, que cuando está bien desarrollado puede notarse a simple vista como masas algodonosas, generalmente blanquizcas, aunque pueden tener otras coloraciones. Las hifas son cenocíticas, ramificadas, pequeñas o largas, delgadas o gruesas, microscópicas o macroscópicas; en este último caso, pueden verse como delgados filamentos de algodón.

La presencia de hifas cenocíticas en los ficomicetes no es, sin embargo, un carácter invariable y estable, pues en muchos casos se forman tabiques o septos en los micelios, lo cual se debe a causas muy diversas. Los septos o tabiques de las hifas de los ficomicetes son placas circulares completas, no perforadas por uno o varios orificios, como en el caso de los hongos pertenecientes a las otras subdivisiones, en que los micelios están normalmente septados.

Todas las células y las hifas de los ficomicetes tienen una pared celular, cuya constitución química ha sido muy difícil de esclarecer. Se considera que dicha pared está constituida por quitina y β-glucana en los quitridiomicetes; por celulosa y quitina en los hifoquitridiomicetes; por celulosa y β-glucana en los oomicetes (excepcionalmente, en *Apodachlya* puede haber también quitina); por quitina y quitosana en los cigomicetes, y por polímeros de galactosamina y galactosa en los tricomicetes. La constitución de la pared celular es considerada un carácter importante en el estudio de las relaciones filogenéticas entre los ficomicetes, y de estos con otros grupos de hongos.

Aunque el protoplasma puede ser homogéneo, en la mayoría es comúnmente muy vacuolado; a veces existen pequeñas y numerosas vacuolas, y en otras ocasiones es una gran vacuola central que ocupa casi toda la célula, por lo que el citoplasma queda como una delgada capa debajo de la membrana, donde se encuentran irregularmente repartidos los núcleos muy pequeños y numerosos, así como diminutos glóbulos de grasa.

REPRODUCCIÓN

Los ficomicetes pueden propagarse por una multiplicación vegetativa que se efectúa por fragmentación de las hifas y los micelios; además, hay varios tipos de reproducción asexual y sexual.

Ya sea que presenten reproducción asexual o sexual, los ficomicetes pueden ser holocárpicos o eucárpicos. En el primer caso se trata de formas unicelulares en las que toda la célula se transforma en órgano reproductor; en el segundo, los hongos presentan un mayor desarrollo, tienen un micelio pequeño o grande, y solamente parte de este se convierte en órganos reproductores.

Reproducción asexual. Se efectúa por esporas que reciben el nombre de **esporangiosporas**, las cuales se generan dentro de un **esporangio**. En las especies holocárpicas, como ya se indicó en un capítulo anterior, toda la célula se transforma en un esporangio, y el protoplasma se divide formando las esporangiosporas. En las formas eucárpicas, los esporangios generalmente se forman en la extremidad de hifas fértiles o reproductoras, que se denominan **esporangióforos** (que llevan o portan esporangios).

Las esporangiosporas son de dos tipos: zoosporas y aplanosporas. Las **zoosporas**, que son móviles debido a la presencia de uno o dos flagelos, son producidas en esporangios, que en este caso se llaman **zoosporangios**. Las zoosporas, por lo común piriformes o reniformes, son desnudas (sin pared celular) y no tienen vida latente. En muchos casos, después de cierto tiempo de movilidad, las zoosporas pierden o reabsorben sus flagelos, se inmovilizan, se tornan esféricas y se rodean de una pared gruesa y resistente; al cabo de algún tiempo de permanecer en esta forma pueden germinar y formar un micelio. Las zoosporas son características de los ficomicetes acuáticos, aunque también se encuentran en algunos terrestres y entonces su actividad depende del agua que exista en el medio en que queden libres. En algunos hongos las zoosporas quedan libres a través de un poro que se forma en la pared del esporangio; en otros casos, se escapan por rompimiento o desintegración de la pared del esporangio.

Las **aplanosporas**, características de la mayoría de los ficomicetes terrestres, son esféricas u ovoides, sin flagelos, inmóviles y con una pared bien definida. Al quedar libres las esporas, debido generalmente a la desintegración de la pared del esporangio, son diseminadas a sitios muy diversos por el viento, el agua, los animales y otros vectores, y si encuentran condiciones propicias, germinan; en caso contrario son capaces de mantenerse en vida latente por un tiempo más o menos largo.

El número de zoosporas o de aplanosporas que se forman en los ficomicetes es muy variable, aunque comúnmente resulta indefinido y depende en gran parte de la cantidad de núcleos que se formen en los esporangios.

En ciertos ficomicetes, como en los Peronosporales y Entomophthorales, se forman elementos reproductores llamados "conidios", por semejarse a los que se forman en los ascomicetes y deuteromicetes. Algunos conidios germinan directamente, pero otros forman primero zoosporas; tienen entonces carácter de esporangios, por lo que más propiamente se les llama **conidiosporangios**.

Algunas especies de Mucorales forman pequeños esporangios con una o pocas aplanosporas, que se denominan **esporangíolos**.

En ciertos ficomicetes (como *Saprolegnia* y *Mucor*), además de formarse zoosporas o aplanosporas, se producen **clamidosporas**, esporas que derivan de células vegetativas que engruesan sus paredes y tienen carácter de resistencia.

Reproducción sexual. Por su sexo los ficomicetes pueden ser homotálicos y heterotálicos. Muy pocos son holocárpicos, y corresponden a especies unicelulares, pero la mayoría son eucárpicos, en cuyo caso los órganos sexuales se diferencian claramente del micelio vegetativo.

Un carácter muy típico de los ficomicetes, que los diferencia de los hongos comprendidos en las otras subdivisiones, es que después de la plasmogamia se efectúa inmediatamente la cariogamia. Los procesos sexuales de los ficomicetes son, en general, los ya descritos en el capítulo 3, que trata de la reproducción sexual de los hongos. En ellos se observan esencialmente los procesos de isogamia, anisogamia, oogamia y gametangia.

La isogamia es común en ficomicetes acuáticos, en cuyo caso las planogametas, también llamadas zoogametas, unas + y otras –, son semejantes, flageladas, móviles, piriformes o de otras formas; se generan en **isogametangios** y quedan libres en el agua, donde se fecundan.

La anisogamia es muy rara, y se ha observado hasta ahora sólo en representantes del orden Blastocladiales (*Allomyces*). Las zoogametas son muy semejantes y sólo se diferencian en que una es más grande (♀) y otra más pequeña (♂); se forman en gametangios femeninos y masculinos, respectivamente, **heterogametangios**, y al quedar libres se efectúa la fecundación en el agua.

Tanto en un caso como en el otro, las zoogametas, al fusionarse, por lo común conservan sus flagelos y el cigoto resultante es móvil por corto tiempo, hasta que desaparecen los flagelos y viene la formación de una pared resistente.

La oogamia también se observa en muchos ficomicetes. Las gametas masculinas son espermatozoides o anterozoides, con flagelos, móviles, y se generan dentro de los anteridios; las gametas femeninas u oosferas carecen de flagelos, son inmóviles y se forman en los oogonios. Los espermatozoides, al salir de los anteridios, quedan libres en el agua y se dirigen a los oogonios, penetran en estos y fecundan las oosferas. Este tipo de fecundación se presenta sólo en el orden Monoblepharidales.

En algunos ficomicetes existe gametangia, en cuyo caso no se forman gametas, sino solamente gametangios, que pueden ser semejantes o distintos. La fecun-

dación en este caso se efectúa por alguno de los procedimientos ya citados en el capítulo 3, al estudiar la reproducción sexual.

En ciertos casos, la gametangia se encuentra sólo en el órgano masculino o anteridio que no forma gametas y contiene varios núcleos, pues el órgano femenino, u oogonio, sí genera una o varias oosferas, que son fecundadas por varios anteridios, o por los núcleos de un anteridio a través de tubos de fertilización.

Es interesante indicar que después de la fecundación o fusión de las gametas y en particular de los núcleos de estas (cariogamia), siempre resulta un **cigoto**. Este a menudo se transforma en un elemento de resistencia, y si ha sido el producto de la unión de gametas claramente diferentes, siendo el femenino típicamente una oosfera, puede ser llamado **oospora**, que es característica de los ficomicetes que muchos micólogos llaman Oomycetes.

Por otro lado, si el cigoto o huevo resulta de la unión de gametas o gametangios semejantes, donde no se han formado oosferas, y adquiere carácter de resistencia, recibe el nombre de **cigospora**, característica de los ficomicetes que se denominan Zygomycetes.

Según lo anterior, el nombre de oospora se aplica solamente al cigoto con carácter de resistencia que proviene de una fecundación en la que ha intervenido una oosfera, y el de cigospora cuando en la fecundación no ha participado la oosfera, sino gametangios que funcionan como gametas.

MEDIOS EN QUE VIVEN E IMPORTANCIA

Están ampliamente distribuidos en la naturaleza como saprobios, parásitos, o simbiontes, según las especies. Entre los saprobios los hay acuáticos y terrestres. Los primeros abundan en aguas remansadas, ricas en restos orgánicos de vegetales y animales, que constituyen su material nutritivo. Los terrestres pueden vivir en los suelos donde abunda el humus, pero especialmente en despojos vegetales y animales, así como en sustancias orgánicas que constituyen alimento del hombre y de los animales: frutos, raíces, tallos, granos, pan, dulces, pastas, jaleas y otras.

Entre los parásitos hay muchos que atacan a diversos organismos acuáticos, como las algas (cianofíceas, diatomeas, conjugadas, clorofíceas, etc.), y distintos animales que viven en este medio, especialmente peces y sus huevecillos. Otros son parásitos de plantas superiores, especialmente angiospermas, y también de animales como insectos, nemátodos, aves, mamíferos e incluso del hombre.

Entre los simbiontes están los que forman endomicorrizas y los que se asocian con diversos artrópodos.

Aunque muchos ficomicetes sólo tienen interés científico, otros son además de importancia práctica en diversos aspectos.

Los saprobios acuáticos indudablemente colaboran con las bacterias en la desintegración de los restos de vegetales y animales, formando materiales sencillos que pueden utilizar numerosas plantas acuáticas, como las algas y ciertas fanerógamas. Algunos tienen mayor significación debido a que pueden parasitar las algas y también los peces y sus huevecillos, así como diversos crustáceos. A menudo ocasionan verdaderas epidemias, especialmente en los acuarios y estanques dedicados a la cría de estos animales.

Entre los ficomicetes terrestres se encuentran algunos que son temibles parásitos de plantas de cultivo, en las que a veces ocasionan epifitias que destruyen las cosechas, causando pérdidas económicas considerables. Ejemplos de estos casos son las enfermedades conocidas como royas blancas de muchas crucíferas, el mildiú de las vides y cebollas, el tizón tardío de la papa, la pudrición de semillas, plántulas y diversas raíces, y muchas otras más, de las que se tratará después (ver el capítulo Hongos patógenos de plantas).

Otros ficomicetes son parásitos de insectos, de nemátodos y de otros animales, así como del hombre, en el que causan, por ejemplo, afecciones bronquiales y lesiones de la piel y de la córnea (ver los capítulos Hongos patógenos de animales y Hongos patógenos del hombre).

Ciertos ficomicetes, cuyas esporas abundan en el aire, contaminan diversos alimentos almacenados por el hombre (frutos, raíces, granos y harinas, entre otros) y ocasionan su descomposición y pérdida, provocando a veces enormes derrumbes económicos en muchas industrias y transacciones comerciales. Algunos, en cambio, como ciertas especies de Mucorales, son empleados en procesos industriales de fermentación.

CLASIFICACIÓN

Por muchos años el estudio taxonómico de los ficomicetes ha llamado la atención de numerosos micólogos, quienes han dado a conocer muy diversos sistemas de clasificación basándose en distintos caracteres, especialmente en el tipo de talo y en los órganos y elementos reproductores.

Brefeld (1881) consideró dos grandes grupos en los ficomicetes: Oomycetae y Zygomycetae. Schröter (1892-1893) distinguió estos mismos grupos asignándoles la categoría de clases, con los nombres de Oomycetes y Zygomycetes. Fischer (1892) estableció tres "subdivisiones": **Archimycetes**, Oomycetes y Zygomycetes, situando en el primer grupo los ficomicetes primitivos y unicelulares. Gäumann (1926-1949) se-

paró de los ficomicetes las formas unicelulares, y desnudas en ciertos estados, y las colocó junto con los Plasmodiophorales (Myxomycota) en una clase distinta (Archimycetes), dividiendo la clase Phycomycetes en tres "órdenes": Chytridiales, Oomycetes y Zygomycetes. Muchos micólogos siguen esta clasificación aunque dan a estos tres grupos la categoría de subclases. Martín (1950) conservó únicamente las dos últimas subclases.

Desde hace pocos años, investigadores alemanes y norteamericanos, entre estos últimos Sparrow, Alexopoulos y Smith, clasifican a los ficomicetes tomando en cuenta la presencia o ausencia de flagelos y su número, así como la posición de estos en las zoosporas.

En la actualidad hay la tendencia de varios micólogos a suprimir el grupo de Phycomycetes como categoría taxonómica, considerando que dicho grupo es artificial y muy heterogéneo, por lo que distribuyen de diversas maneras a sus representantes; por ejemplo, Alexopoulos (1979) los coloca en la división Mastigomycota cuando tienen elementos flagelados, ya sean zoosporas o zoogametas (clases: Chytridiomycetes, Hyphochytridiomycetes y Oomycetes), y en la división Amastigomycota si carecen de elementos flagelados en todas las fases de su ciclo biológico (clases: Zygomycetes y Trichomycetes, junto con las clases Ascomycetes, Basidiomycetes y Deuteromycetes); además, en la primera división incluye a la clase Plasmodiophoromycetes, considerada en el presente libro dentro de la división Myxomycota; por otra parte, en este texto se conserva el grupo de los ficomicetes como subdivisión Phycomycotina. Aunque no se desconocen los válidos argumentos para fragmentar dicha subdivisión, que es bastante artificial, aquí se acepta por razones didácticas y tradicionalistas, pues la mayoría de los libros de biología, botánica y micología siguen mencionando a los ficomicetes como categoría taxonómica, pese a que se les dan distintos enfoques cuando son clasificados.

La subdivisión Phycomycotina comprende las siguientes clases: Chytridiomycetes, Hyphochytridiomycetes, Oomycetes, Zygomycetes y Trichomycetes. Las dos primeras incluyen hongos que no forman micelio, mientras que en los representantes de las otras tres el talo vegetativo es generalmente un micelio bien desarrollado.

Los hongos que presentan células con flagelos difieren por la estructura, posición y número de los mismos. Así, los Chytridiomycetes tienen zoosporas y zoogametas con un solo flagelo liso, posterior (flagelo tipo liso o tipo látigo), en tanto que las zoosporas de los Hyphochytridiomycetes (aparentemente no hay zoogametas) presentan un solo flagelo, pero apical y con finos pelos laterales llamados **mastigonemas**, que se considera como flagelo tipo piloso o mastigonemado; a estos flagelos también se les llama **pantonemas**. Los Oomycetes difieren de las dos clases anteriores porque las zoosporas tienen dos flagelos apicales o laterales: uno de tipo liso dirigido hacia atrás, y otro piloso extendido hacia adelante; en esta última clase, además, la reproducción sexual es oogámica, por gametangia (contacto de oogonios y anteridios o gametangios femenino y masculino, respectivamente), y los cigotos se transforman en oosporas.

Los Zygomycetes y Trichomycetes difieren de las clases anteriores principalmente por carecer de células móviles flageladas; a su vez, se diferencian entre sí porque los primeros tienen reproducción asexual por aplanosporas (esporangiosporas) y reproducción sexual por gametangia (copulación gametangial isogámica o, a veces, anisogámica), de la cual se originan cigosporas o cigosporangios. Por otra parte, los Trichomycetes se reproducen asexualmente por células ameboides, tricosporas, esporangiosporas o artrosporas; presentan reproducción sexual pero ha sido poco estudiada, aunque en algunos casos se forman cigosporas; son comensales o simbiontes obligados de artrópodos.

CLASE CHYTRIDIOMYCETES

Probablemente, entre los representantes de este grupo se encuentran los ficomicetes más sencillos y primitivos. Existen desde las formas unicelulares, no filamentosas, hasta las que tienen micelio bien desarrollado, aunque siempre es cenocítico. Las especies pueden ser holocárpicas o eucárpicas. En las paredes de las células existe sobre todo quitina, aunque a veces también hay celulosa. Su reproducción sexual se efectúa por isogamia, anisogamia u oogamia.

Una vez formado el cigoto, este pasa a ser una espora o un esporangio de resistencia, aunque en ciertas ocasiones (orden Blastocladiales) el cigoto germina directamente para constituir un talo diploide. El carácter taxonómico más importante de este grupo está en las zoosporas, que siempre tienen un flagelo; las gametas, cuando son móviles, también poseen un solo flagelo, y en ambos casos es posterior, de tipo látigo. Este carácter distingue a los representantes de esta clase de los incluidos en otras clases de ficomicetes.

Clasificación. De acuerdo con los caracteres de sus elementos reproductores y de la morfología del talo, esta clase se divide en tres órdenes:

- Chytridiales. Carecen de verdadero micelio; algunas especies forman rizoides, rizomicelios o haustorios; reproducción sexual generalmente isogámica, por planogametas o por somatogamia. Hay formación de esporas y esporangios de resistencia.
- Blastocladiales. Con verdadero micelio; reproducción sexual isogámica o anisogámica por medio de planogametas. Hay formación de esporangios de resistencia.
- Monoblepharidales. Tienen verdadero micelio; reproducción sexual oogámica por medio de planogametas masculinas y de aplanogametas femeninas. Sin esporangios de resistencia.

Algunos autores añaden el orden Harpochytriales, todavía poco estudiado, que incluye una sola familia, la Harpochytriaceae, con los géneros saprobios de agua dulce *Harpochytrium* y *Oedogoniomyces*, que también tienen caracteres afines con los hongos de la clase Trichomycetes por su tipo de talo que es monaxial, y porque viven adheridos a sus correspondientes sustratos por medio de una base de fijación; dichos sustratos son diversos cuerpos sumergidos, por ejemplo los talos de algas, entre otros los del género *Oedogonium*. No obstante, los hongos del orden Harpochytriales se incluyen en la clase de los quitridiomicetes porque producen zoosporas con un solo flagelo posterior, y por la constitución quitinosa de las paredes celulares del talo; por otra parte, en este orden se desconoce la reproducción sexual.

Orden Chytridiales

Los hongos de este orden son principalmente acuáticos y pocos de ellos terrestres. Los acuáticos viven como saprobios o como parásitos sobre otros hongos y algas muy diversos. Los terrestres, en su mayoría, son parásitos de muchas fanerógamas; los hay también que viven sobre granos de polen, y algunos en musgos. Carecen de verdadero micelio y por lo común son unicelulares. A veces las células desarrollan pequeños haustorios que introducen dentro de las células del hospedante. Son hongos holocárpicos o bien eucárpicos; estos últimos desarrollan un sistema de filamentos que constituyen lo que se llama rizomicelio, y en ciertas regiones del mismo se forman los órganos de reproducción, ya sea uno de ellos, en los hongos llamados **monocéntricos**, o varios de dichos órganos en los talos **policéntricos**.

La reproducción asexual se efectúa por zoosporas que se producen en esporangios operculados o inoperculados, que tienen una o varias papilas por las que salen las zoosporas al madurar. Las papilas de los esporangios **operculados**, tienen en el ápice un poro cubierto por una tapa, (**opérculo**), a veces articulada, que se levanta al salir las zoosporas, mientras que en los esporangios **inoperculados** las zoosporas salen a través de un poro que carece de opérculo y que se forma en el extremo de una papila corta, o alargada a manera de tubo.

La reproducción sexual es por lo común una isogamia en la que hay fusión de zoogametas, pero puede haber isogamia o anisogamia por medio de aplanogametas, o por copulación gametangial. En varias especies no ha sido observada la reproducción sexual.

Algunos parásitos son **endobióticos**, en cuyo caso viven dentro de las células del hospedante, y otros son **epibióticos**, los que se desarrollan en la superficie del hospedante, aunque introducen haustorios en él. Muchos son **quitinolíticos**.

Ciertas especies tienen importancia económica ya que parasitan plantas de cultivo como la papa, el maíz, la alfalfa y muchas otras.

El orden comprende las familias Olpidiaceae, Synchytriaceae, Phlyctidiaceae y Rhizidiaceae (con esporangios inoperculados), y Cladochytriaceae, Physodermataceae, Chytridiaceae y Megachytriaceae (con esporangios operculados). A continuación se mencionan algunas especies de estas familias; se da más información en los casos de *Synchytrium endobioticum* y *Chytridium hyalinus* por ser ejemplos importantes y comunes de los quitridiales inoperculados y operculados, respectivamente.

Nucleophaga hypertrophica (fam. Olpidiaceae). Parásito endobiótico, holocárpico e intranuclear de algunas amebas intestinales del hombre (*Endolimax nana*).

Olpidium brassicae (fam. Olpidiaceae). Parasita principalmente las coles cuando están jóvenes; ocasiona una putrefacción en la parte inferior de la planta, lo cual provoca la muerte de la misma. *O. pendulum* vive en los granos de polen que caen al agua. *O. viciae* parasita hojas y tallos de una leguminosa del género *Vicia* (*V. unijuga*) común en japón. Todas las especies de *Olpidium* son endobióticas y holocárpicas.

Rozella allomycis (fam. Olpidiaceae) (figs. 89-90). Parasita de manera obligada algunas especies de hongos acuáticos del género *Allomyces*, en particular *A. arbuscula* y *A. javanicus*. Es una especie endobiótica y holocárpica.

Sphaerita endogena (fam. Olpidiaceae). Parásito endobiótico, holocárpico, intracitoplasmático de algas protofitas del género *Euglena* y de varios protozoarios. *S. minor* es parásito de varias especies de protozoarios del género *Trichomonas*, parásitas o comensales del hombre y de algunos animales (gallo y ratón). *S. normettii* ataca amebas intestinales del hombre (*Entamoeba coli* y *E. histolytica*).

Micromyces spirogyrae, *M. mesocarpi* y *M. zygogonii* (fam. Synchytriaceae) son parásitos de algas clorofilas de los géneros *Spirogyra*, *Mesocarpus* y *Mougeotia*, respectivamente.

Synchytrium (fam. Synchytriaceae). Es el género más conocido y probablemente el mejor estudiado de los Chytridiales; es cosmopolita, algunas de sus especies son de gran importancia económica y varias de ellas parasitan musgos, helechos y sobre todo diversas angiospermas. Cuando las plantas hospedantes están en lugares húmedos, laparasitosis resulta más común. Son principalmente infectadas las células epidérmicas, y en esos sitios de las plantas aparecen tumores y otras deformaciones. Comprende numerosas especies holocárpicas y endobióticas.

La especie más conocida del género es *S. endobioticum* (fig. 88), que parasita especialmente los tubérculos de la papa (*Solanum tuberosum*) y otras especies afines. Ocasiona la enfermedad llamada verruga o roña negra de la papa, muy distribuida en las regiones donde se cultiva este tubérculo, ocasionando pérdidas considerables en las cosechas. La enfermedad se caracteriza por aumento de tamaño (hipertrofia) y multiplicación anormal (hiperplasia) de las células en los sitios de infección, lo que trae consigo la formación de masas de tejidos verrugosos o tumores.

La parasitosis de este hongo en los tubérculos de la papa se efectúa durante la primavera por medio de zoosporas resultantes de una infección anterior. Las zoosporas, que se desplazan en el agua del suelo, llegan a la superficie de los tubérculos, y después de perder su flagelo penetran en las células epidérmicas

a través de un pequeñísimo poro que abren en la pared de estas. Una vez dentro de la célula hospedante, el parásito se desplaza a la base de la misma, donde se alimenta de protoplasma y aumenta de tamaño, su núcleo toma forma arredondada y se rodea de una pared formada de dos capas; esta estructura se conoce como espora de verano. Durante este tiempo, la célula infectada se hipertrofia, aumenta bastante de tamaño, toma aspecto piriforme y muere. Mientras tanto, las células epidérmicas y corticales que rodean la célula parasitada se dividen activamente y, como resultado de ello, se forman los tumores. Después el **prosoro** del parásito rompe su membrana externa y se escapa hacia la parte superior de la célula hospedante, rodeado de una membrana muy fina. Más tarde divide su núcleo y se forman alrededor de 32 núcleos. En esta masa multinucleada se estructuran varias membranas muy finas que aíslan de cuatro a nueve segmentos con varios núcleos; estos se dividen activamente hasta formarse muchos núcleos (200 a 300) en cada segmento. Después cada segmento se transforma en un esporangio (fig. 88) o en un gametangio, de acuerdo con las condiciones del medio. El conjunto de estos esporangios o gametangios, rodeados por una membrana común, constituye la estructura denominada **soro**. Si el agua es abundante en el medio, el mencionado soro contiene zoosporas, pero si hay menos agua, en el soro se forman planogametas.

En uno o en otro caso, el protoplasma de cada esporangio o de los gametangios se divide en tantas partes como núcleos haya, y cada parte, con un protoplasma y un núcleo, se transforma en una zoospora o en una planogameta uniflagelada. Al madurar las zoosporas o las planogametas, se abren los órganos que las contienen (zoosporangios o gametangios) y estas quedan libres. Las zoosporas, a través del agua que hay en la superficie del tubérculo, van a infectar otras células del mismo, o bien, por medio del agua del suelo, se desplazan y parasitan otros tubérculos. El ciclo asexual se repite varias veces en la misma estación del año.

Las planogametas (isogametas), una vez libres, se fusionan con las planogametas formadas en otro gametangio. La fecundación se hace en la pequeña cantidad de agua que existe en la superficie de los tubérculos o en el suelo, y de cada par de planogametas se forma un cigoto biflagelado que se desplaza en el agua y llega a la superficie de un tubérculo, penetra en una célula epidérmica perdiendo sus flagelos y se establece en la base de la misma. La célula parasitada se hipertrofia y queda rodeada por las células vecinas, que son inducidas a dividirse activamente. El cigoto crece, adopta una forma esférica, se rodea de una pared gruesa y adquiere carácter de resistencia, quedando en vida latente durante el invierno. En este estado se le puede dar el nombre de **esporangio de latencia**. En la primavera siguiente, el esporangio germina, para lo cual divide su núcleo en dos (probablemente por meiosis); estos siguen dividiéRdose hasta formar muchos núcleos a expensas de los cuales se forman numerosas zoosporas, y el esporangio de latencia se convierte en un zoosporangio. Las zoosporas se escapan al desintegrarse la pared del zoosporangio y por medio del agua van a infectar nuevos hospedantes.

S. vaccini ocasiona pequeñas agallas en las hojas y en los frutos del arándano (*Vaccinium myrtillus*). Como todas las especies de su género, esta es endobiótica y holocárpica.

Phlyctidium brevipes (fam. Phlyctidiaceae). Parasita algas clorofilas del género *Spirogyra*. Es una especie endobiótica y holocárpica.

Phlyctochytrium (faro. Phlyctidiaceae) (figs. 91-95). Parasita hongos del género *Allomyces* (*A. javanicus*) y algas de agua dulce. *Ph. mucronatum* parasita algas clorofilas del género *Closterium*; es una especie epibiótica, pero con apófisis y rizoides endobióticos, eucárpica y monocéntrica.

Rhizophidium couchii (fam. Phlyctidiaceae). Parasita, principalmente, algas del género *Spirogyra*. *Rh. pollinis-pini* parasita granos de polen de pinos. *Rh. graminis* vive en raíces de gramíneas, especialmente de los géneros *Triticum* y *Panicum*. Estas especies son epibióticas, pero con apófisis y rizoides endobióticos, y eucárpicas.

Rhizophlyctis (fam. Rhizidiaceae). Comprende varias especies cosmopolitas, eucárpicas, epibióticas, con rizoides bien desarrollados en el interior de sus hospedantes, que son algas de agua dulce. *R. braunii*, por ejemplo, parasita diatomeas y desmidiales.

Polyphagus euglenae (fam. Rhizidiaceae). Parasita diversas especies de algas protofitas del género *Euglena*. Es una especie epibiótica, con rizoides bien desarrollados cuyos extremos son endobióticos; eucárpica, monocéntrica.

Cladochytrium (fam. Cladochytriaceae). Comprende especies con un rizomicelio muy desarrollado, saprobias sobre tejidos en descomposición de varias angiospermas acuáticas, o parásitas de algas clorofíceas y carofíceas, así como de gramíneas. *C. graminis* y *C. caespitus* causan la pudrición de la raíz de gramíneas de prados y céspedes; la primera especie puede encontrarse también en las hojas de las mencionadas gramíneas.

Physoderma maydis (fam. Physodermataceae). Parasita el maíz (*Zea mays*) y el teozinte (*Euchlaena mexicana*), gramíneas en las que produce pequeñas manchas morenas en hojas y tallos.

Urophlyctis alfalfae (fam. Physodermataceae). Es un parásito que llega a ocasionar grandes problemas en los cultivos de alfalfa, produciendo tumores en la raíz, enfermedad que se conoce con el nombre de verruga en corona de la raíz de la alfalfa.

Chytridium olla (fam. Chytridiaceae). Epibiótico, eucárpico, monocéntrico; parasita algas del género *Oedogonium*. *C. confervae* es una especie semejante, que también parasita algas y que puede cultivarse en el laboratorio en estado axénico, utilizando granos de polen de pino en el medio nutritivo.

Chytriomyces (fam. Chytridiaceae). Comprende varias especies eucárpicas y monocéntricas. La especie mejor estudiada, *Ch. hyalinus* (fig. 98), es saprobia en aguas dulces sobre diversos sustratos quitinosos, por ejemplo mudas de artrópodos, y ha sido posible obtenerla en cultivos puros utilizando medios con quitina. Esta especie presenta un zoosporangio esféri-

co, haploide (*n*), con rizoides en la parte basal y un opérculo apical que, al levantarse, permite la salida de una vesícula con numerosas zoosporas (fig. 98A, D-E); estas, al quedar en libertad, pronto se enquistan y posteriormente los quistes germinan para dar origen a nuevos esporangios, o bien a talos vesiculares con rizomicelios (fig. 98B, D, F). Los rizomicelios de dos talos diferentes se unen en algún punto al cual fluyen los protoplasmas de ambos talos (plasmogamia) para formar un cigoto, que se transforma en un zoosporangio de latencia después que se unen los núcleos (cariogamia); este zoosporangio es diploide (2*n*) y, al madurar, queda rodeado de una pared gruesa (fig. 98G-H).

Cuando germina el zoosporangio de latencia (fig. 98I) sale de él una vesícula con zoosporas haploides (*n*), como en el caso del zoosporangio; las zoosporas, una vez liberadas, se enquistan, y los quistes así formados repiten el ciclo, ya sea hacia la fase asexual, originando zoosporangios, o hacia la fase sexual de talos vesiculares con rizomicelios (fig. 98B, C, F).

Cylindrochytrium johnstonii (fam. Chytridiaceae). Epibiótico, eucárpico y monocéntrico.

Megachytrium (fam. Megachytriaceae). Comprende una sola especie, *M. westonii*, que es parásita epibiótica en un principio; después endobiótica en plantas vasculares de agua dulce, en particular de *Elodea canadensis* (=*Anacharis canadensis*), a la que ocasiona decoloración y desintegración de las hojas. Tiene un talo policéntrico y eucárpico. Presenta zoosporangios esféricos, a veces con apófisis; sin tubo o con un pequeño tubo de descarga de las zoosporas; estas también son esféricas y salen del esporangio al empujar el opérculo, dehiscente y convexo. Las esporas de resistencia son ovoides, truncadas en los extremos, de pared gruesa; al germinar cada una de ellas produce un esporangio operculado.

Nowakowskiella ramosa (fam. Megachytriaceae). Especie saprobia que se desarrolla en aguas dulces sobre fragmentos o restos vegetales. Puede ser cultivada en el laboratorio usando agua de río, con celofán como material nutritivo. Presenta esporangios intercalados y esporas de resistencia. Es eucárpica, policéntrica, con un rizomicelio bien desarrollado, a veces un poco septado.

Orden Blastocladiales

Los hongos de este orden son principalmente saprobios acuáticos que viven en restos vegetales y animales, aunque también se han encontrado especies saprobias terrestres sobre restos orgánicos del suelo. Existen algunas especies parásitas sobre otros hongos, ciertos insectos, gusanos y rotíferos. No se han encontrado parásitos de plantas de cultivo.

Poseen un verdadero micelio, más o menos desarrollado, ancho o delgado, simple o ramificado y, frecuentemente, con un eje dispuesto a manera de tallo o eje central, que por lo común se fija al sustrato por medio de rizoides ramificados, aunque hay formas sin estas estructuras. Las paredes de las hifas están formadas especialmente de quitina. Aunque la mayoría tiene hifas cenocíticas, se conocen especies que normalmente forman seudoseptos en sus hifas.

Su reproducción asexual se efectúa por zoosporas que se originan en zoosporangios. Algunas especies forman dos tipos de zoosporangios en el mismo talo: unos generan mitosporas o zoosporas diploides (**mitosporangios**), y otros producen meiosporas o zoosporas haploides (**meiosporangios** o esporangios de resistencia). Se distinguen de otros ficomicetes acuáticos en que además de una reproducción sexual por isogamia, algunas especies muestran anisogamia. En uno y otro caso se forman planogametas y, después de la fecundación, el cigoto no se transforma en oospora. La copulación planogamética anisogámica sólo se presenta en este orden, entre todos los hongos de la división Eumycota. Otros caracteres importantes, y al parecer típicos de los Blastocladiales, han sido proporcionados por los estudios con el microscopio electrónico sobre las zoosporas y las zoogametas. En ambos casos se presenta una estructura denominada **casquete** o **capuchón nuclear** y, en las zoosporas, hay también otra estructura llamada **cuerpo lateral**. Se desconocen los detalles de las funciones de estas estructuras.

El casquete nuclear es una estructura prominente situada sobre la parte anterior del núcleo, constituida por los ribosomas de la célula, y delimitada por una doble envoltura formada por dos membranas unidas, que parecen ser una extensión de la envoltura nuclear. El cuerpo lateral es un sistema complejo de dobles membranas junto con gránulos de lípidos y otras inclusiones, situado cerca del extremo posterior de la zoospora, próximo a la membrana celular. Las zoosporas de algunas especies del orden, como *Blastocladiella emersonii*, presentan además pequeñas estructuras esferoidales, llamadas **partículas gamma**, que contienen un corpúsculo algo curvo o en forma de creciente lunar; estas, al parecer, intervienen en la formación de la pared celular al enquistarse las zoosporas.

La mayoría de las especies tiene dos talos o micelios: un **talo gametofito** que produce gametangio (**gametotalo**), y otro **esporofito** en donde se forman los zoosporangios (**esporotalo**); por tanto, en dichas especies se presenta una alternación de generaciones o ciclo alternante. Este carácter, y el de la formación de meiosporangios o esporangios de resistencia, son típicos del orden, y la alternación de generaciones es exclusiva entre los diversos órdenes de hongos.

Son hongos eucárpicos en donde los órganos reproductores se diferencian claramente del micelio vegetativo.

Los Blastocladiales comprenden tres familias: Blastocladiaceae, Coelomomycetaceae y Catenariaceae.

Como tipo de estudio en este orden se toma el género *Allomyces* (fam. Blastocladiaceae), que es uno de los mejor conocidos. Las diversas especies de este género son hongos acuáticos saprobios que viven de preferencia en restos de animales; se han encontrado ampliamente distribuidas en muchas regiones del mundo, especialmente en zonas cálidas y tropicales.

A. macrogynus y *A. arbuscula*, así como el híbrido natural de ambas especies, obtenido también en for-

ma experimental, *A. javanicus* (figs. 94-96), tienen alternación de generaciones, y sus talos esporofitos y gametofitos son muy semejantes en morfología (isomórficos), de manera que sólo se pueden distinguir cuando se forman los órganos reproductores, pues en unos talos hay zoosporangios y en otros gametangios. En ambos tipos de talos hay rizoides formados de pequeñas hifas delgadas y ramificadas, que se introducen al sustrato donde se fijan. De estos rizoides se forma una hifa gruesa, que constituye el eje principal del talo; en su extremo apical se bifurca en dos hifas más delgadas que, a su vez, se vuelven a bifurcar, y así sucesivamente. Es un micelio dicotómico y las hifas tienden a ser más delgadas después de cada dicotomía. En la base de cada bifurcación forman seudoseptos, que son anillos engrosados o tabiques incompletos en las hifas.

Si se trata de un talo esporofito (esporotalo) (fig. 99K), al llegar a su madurez se reproduce asexualmente, para lo cual en sus hifas terminales aparecen zoosporangios de dos tipos: unos que son incoloros y con pared delgada, y otros de un color moreno rojizo y con pared gruesa y punteada; estos últimos son los zoosporangios de resistencia, que para germinar requieren de un tiempo de latencia más largo que los primeros. En ambos tipos de zoosporangios los núcleos y protoplasmas se dividen para formar numerosas zoosporas uniflageladas que casi no se distinguen unas de otras, aunque las producidas en los zoosporangios de resistencia son un poco más pequeñas que las originadas en los zoosporangios de paredes delgadas. Las zoosporas de los zoosporangios que tienen pared delgada son diploides (mitosporas) y, al quedar libres, pronto germinan formando nuevos talos esporofitos (fig. 99L-N). Las zoosporas generadas en los zoosporangios con pared gruesa son haploides (meiosporas), pues al formarlas, los núcleos han experimentado una meiosis; al quedar en libertad, las meiosporas germinan y dan lugar a talos gametofitos (fig. 99N-Q).

Los talos gametofitos (gametotalos) son homotálicos y, al madurar, en sus ramas terminales forman gametangios masculinos y femeninos que se disponen unos a continuación de otros (fig. 99AB). Los gametangios masculinos son más pequeños y de color anaranjado debido a que contienen γ-caroteno, y los femeninos son más grandes e incoloros. Según la especie, los gametangios masculinos pueden estar arriba de los femeninos (**epíginos**, como en *Allomyces macrogynus* y *A. javanicus*), o debajo de estos (**hipóginos**, como en *A. arbuscula*). En ambos gametangios se forman planogametas uniflageladas, pero las masculinas son más pequeñas y en mayor número que las femeninas (fig. 99C-D). Al madurar ambos tipos de planogametas salen de los gametangios, quedan libres en el agua y debido a que los gametangios y las gametas femeninas secretan una hormona llamada sirenina, que atrae las gametas masculinas, se fusionan por pares las gametas masculinas con las femeninas (anisogamia o copulación de planogametas desiguales). Se forma un cigoto biflagelado que pronto pierde sus flagelos, se inmovilizá y germina formando un talo esporofito (fig. 99C-J).

Otros géneros y especies del orden Blastocladiales son:

Allomyces cystogenus y *A. moniliformis*. Tienen esporofitos y gametofitos heteromórficos. Los esporofitos semejan el ya descrito, pero los gametofitos son muy pequeños y glóbulosos.

A. anomalus. Carece de generación alternante pues, salvo raras excepciones, no se forman talos gametofitos, ya que las zoosporas de ambos zoosporangios originan talos esporofitos.

Blastocladia (fam. Blastocladiaceae). Tiene especies saprobias acuáticas, en cuyo micelio no se observan seudoseptos; no se les conoce ciclo alternante, pues no se ha observado su reproducción sexual. La especie más común es *B. pringsheimii*.

Blastocladiella (fam. Blastocladiaceae). Con especies saprobias que tienen un talo muy pequeño, reducido a una estructura vegetativa esférica con rizoides en la base o hacia los lados; también puede ser una estructura más o menos claviforme. Estas estructuras se pueden transformar en órganos reproductores o estos se forman en la terminación de aquellas.

En varias especies se ha observado alternación de generaciones y reproducción sexual por planogametas semejantes (isogamia). Algunas especies son: *B. simplex*, *B. cystogena*, *B. variabilis*, *B. emersonii* y *B. britannica*.

Algunas especies de *Blastocladiella* han sido bastante estudiadas, tanto con el enfoque de la micología descriptiva como con el de la experimental, en particular las tres últimas de las mencionadas en el párrafo anterior. Así, se sabe que *B. variabilis* presenta cuatro tipos de talos: dos esporotalos, uno con zoosporangios de pared delgada, que producen zoosporas diploides (mitosporas), y otro con zoosporangios de resistencia que generan zoosporas haploides (meiosporas); por otra parte, hay gametotalos masculinos y femeninos, con gametangios de uno u otro sexo, respectivamente.

En *B. emersonii* se forman tres tipos de talos, todos ellos microscópicos: el que produce un zoosporangio incoloro de pared delgada, el que da origen a un zoosporangio anaranjado, también de pared delgada (ambos zoosporangios de pared delgada producen zoosporas incoloras), y el talo que presenta zoosporangios de resistencia de pared gruesa, en el que se producen zoosporas anaranjadas. No se han observado gametotalos ni una fusión típica de gametas, aunque se indica que a veces las zoosporas anaranjadas quedan en contacto transitorio con las zoosporas incoloras.

Es importante anotar que el determinismo del sexo y varios aspectos de la morfogénesis en los talos de los hongos de la familia Blastocladiaceae no dependen de manera directa sólo de factores genéticos ni de cromosomas sexuales, sino también de estímulos ambientales; estos últimos, además, han sido estudiados en relación con varios aspectos de la morfogénesis; por ejemplo, en las especies de *Allomyces*, ya mencionadas antes, con una proporción de 50% de gametangios masculinos y otro tanto de gametangios femeninos, puede desviarse la sexualidad hasta lograr que los talos sean casi exclusivamente masculi-

nos o femeninos, cambiando la composición química del medio donde dichos talos se desarrollan.

En *B. britannica*, los zoosporangios de resistencia se forman en la oscuridad, en tanto que la luz induce la formación de zoosporangios incoloros de pared delgada.

En *B. emersonii*, la carencia de sustancias nutritivas y la limitación de espacio para el desarrollo del hongo son factores que favorecen la formación de zoosporangios de resistencia; por otra parte, el hongo crece mejor en presencia de luz que en la oscuridad, debido a que la luz estimula la fijación heterotrófica de CO_2 y este, a su vez, induce la producción de zoosporangios de resistencia. El mismo efecto puede obtenerse si se añade bicarbonato de sodio al medio donde crece el hongo.

Coelomomyces (fam. Coelomomycetaceae). Está representado por especies parásitas estrictas de larvas de insectos, principalmente de mosquitos, en cuya cavidad celómica se desarrollan. Micelio no septado, ramificado dicotómicamente, con ramas anastomosadas, y sin rizoides; constituido por células desnudas (sin paredes celulares). Reproducción asexual por zoosporas y por la formación de cuerpos hifales, que son segmentos multinucleados resultantes de la fragmentación de las hifas y que pueden funcionar como esporangios o esporas de resistencia, aunque estas también pueden formarse directamente en el micelio no fragmentado. Reproducción sexual por copulación planogamética isogámica. Aunque todas las gametas son muy semejantes en su forma (isogamia morfológica), en el comportamiento sexual pueden distinguirse dos tipos de ellas: + y — (heterogamia fisiológica), pues sólo son compatibles las zoogametas de signo opuesto, en tanto que resultan incompatibles las del mismo signo. Esto indica que la fusión sexual únicamente es posible entre las gametas compatibles, o sea, las que tienen la capacidad de lograr la complementación genética de la especie.

Es el único género de la familia Coelomomycetaceae, pero comprende numerosas especies. Una de ellas, *C. psorophorae*, es **heteroica**, es decir, requiere dos hospedantes para completar su ciclo biológico; uno de ellos es la larva de un mosquito del género *Culiseta* y el otro un copépodo del género *Cyclops*. Dicho fenómeno es raro en los ficomicetes y, en general, en la mayoría de los hongos, pues aunque muchos de estos pueden tener varios o numerosos hospedantes, basta uno de ellos para completar su ciclo biológico; este último caso es el de las especies **autoicas**. En cambio, la **heterecia**, fenómeno referente a los hongos **heteroicos** (opuesto a la autecia, que alude a los hongos autoicos), es frecuente en muchos basidiomicetes parásitos de plantas vasculares, particularmente en los del orden Uredinales, que serán estudiados más adelante.

Catenaria (fam. Catenariaceae). Comprende sólo tres especies que son parásitas de otros hongos y de gusanos microscópicos, o también saprobias en resto vegetales y en medios de cultivo artificiales; por ejemplo, *C. anguillulae* y *C. sphaerocarpa* han podido ser cultivadas en este tipo de medios. El talo es tubular, septado y tiene numerosos rizoides que salen de diversas partes del mismo; está constituido por células provistas de paredes celulares, comúnmente no es ramificado o sólo presenta pocas ramas. Reproducción asexual por zoosporas que se forman en zoosporangios catenulados, conectados por istmos estériles de una o dos células y, generalmente, con un largo tubo por el que salen las mencionadas zoosporas. Reproducción sexual isogámica por la unión de zoogametas. *C. anguillulae* es parásito endobiótico de pequeños nemátodos (*Anguillula*) y de huevecillos de tremátodos (*Fasciola hepatica*), aunque también puede desarrollarse como saprobio; con talo eucárpico y policéntrico. *C. allomycis* parasita hongos del género *Allomyces*. Esta última es la única especie del género en la que ha sido estudiada la reproducción sexual.

Orden Monoblepharidales

Generalmente su micelio vegetativo o somático está bien desarrollado y presenta rizoides que lo fijan al sustrato; consta de hifas cuyo protoplasma es alveolado debido a la formación de numerosas vacuolas, por lo que tiene un aspecto parecido al de espuma de jabón, característico de los hongos de este orden. Entre las vacuolas hay numerosos filamentos protoplasmáticos que en conjunto semejan una red.

Según varios autores, la formación de órganos reproductores depende de la temperatura en que se encuentre el micelio: si esta es de 8 a 11 ºC, se efectúa sólo la reproducción asexual, y si se eleva hasta 20 ºC ocurre únicamente la reproducción sexual.

Del micelio vegetativo se forman hifas fértiles, por lo común no ramificadas, y en la extremidad de estas se diferencian esporangios alargados, delimitados por un tabique basal. En estos se generan numerosas zoosporas uniflageladas que, al madurar quedan libres, se desplazan en el agua por corto tiempo y germinan para constituir nuevos micelios.

La reproducción sexual es de un tipo excepcional entre los hongos: se efectúa por oogamia mediante la fusión de anterozoides o gametas masculinas móviles (planogametas) y **oosferas**, o gametas femeninas inmóviles (aplanogametas). Los micelios son homotálicos y, generalmente, los órganos sexuales se forman en la misma hifa. Según las especies, el anteridio se coloca arriba del oogonio o viceversa; es decir, el mencionado órgano masculino puede ser epígino o bien hipógino, respectivamente. Cada oogonio encierra una oosfera, y cada anteridio varios anterozoides uniflagelados. Una vez fuera del anteridio, los anterozoides se dirigen a los oogonios, que penetran, y un anterozoide fecunda a la oosfera contenida en un oogonio. El cigoto resultante es **exógino** porque emerge del oogonio y, después de segregar una gruesa pared, se transforma en una oospora con carácter de resistencia. En condiciones propicias, las oosporas germinan directamente y forman nuevos micelios.

La mayoría de los representantes de este orden, que comprende pocas especies, son hongos acuáticos, saprobios, que viven sobre restos vegetales; pocos se desarrollan en suelos húmedos. Se agrupan en una sola familia, Monoblepharidaceae, dentro de la cual algunos autores reconocen un solo género, *Monoble-*

pharis, pero más comúnmente se aceptan otros dos, además del anterior: *Monoblepharella* y *Gonapodya*. En estos dos últimos géneros el cigoto es móvil al principio, y después inmóvil cuando se transforma en oospora. Además, en *Gonapodya* pueden formarse dos o más oosferas en cada oogonio; por el contrario, los otros dos géneros del orden sólo forman una oosfera en cada oogonio.

Aunque los representantes de este orden carecen de importancia económica, son de interés por los siguientes hechos: *a)* por formar anterozoides se diferencian de los Saprolegniales, pero se asemejan bastante a las algas de la división Chrysophyta, del orden Heterosiphonales, correspondientes al género *Vaucheria*, en las que también se originan anterozoides y oogonios, aunque en este último caso dichos anterozoides tienen dos flagelos desiguales en posición lateral, por lo que son heterocontos; *b)* son los únicos ficomicetes con reproducción sexual por oogamia en que se forman anterozoides (con un flagelo posterior), y *c)* es el único orden en donde el cigoto emerge del oogonio antes de formar una pared resistente y transformarse en oospora.

El ciclo biológico mejor estudiado del orden es el de *Monoblepharis polymorpha* (fig. 100). En esta especie se forman esporangios (zoosporangios) alargados, casi cilíndricos, en los extremos de algunas de las ramas del micelio, delimitados por un septo basal (fig. 100A-B); las zoosporas producidas en las estructuras antes mencionadas son diploides y, poco después de salir por los extremos de los zoosporangios, se enquistan, y al germinar dan origen a hifas somáticas que se ramifican para constituir nuevos micelios vegetativos (fig. 100C-E, A). En los micelios, además de los esporangios, se forman gametangios femeninos u oogonios, haploides, uninucleados, esféricos u ovales, cada uno con una sola oosfera o gameta femenina, inmóvil. De los oogonios o de las partes subyacentes a los mismos (pedicelos, a veces con tabiques transversales que delimitan células pedicelares), se desarrollan los gamecangios masculinos (anteridios), que son alargados; cada uno de ellos produce varios **anterozoides** o gametas masculinas, móviles por el impulso de un flagelo posterior (fig. 100F). Estas gametas son muy semejantes a las zoosporas, pero son haploides y más pequeñas que estas. En el ápice del oogonio se forma un poro a través del cual penetra el anterozoide que fecunda a la oosfera (fig. 100G); esta, ya fecundada, es dicariónticaen un principio; se enquista una vez que sale del oogonio a través del poro apical del mismo, y se transforma, después de secretar una gruesa pared, en una oospora o espora de resistencia que permanece en la parte superior del oogonio (fig. 100H-I). Sólo cuando va a germinar la oospora, se efectúa en ella la cariogamia o unión de los dos núcleos que contiene: uno de ellos del anterozoide y el otro de la oosfera. La oospora pasa entonces al estado diploide y, poco después, se realiza la meiosis. Al germinar la oospora (fig. 100J) no produce zoosporas como en otros quitridiomicetes, sino un tubo germinativo que contiene varios núcleos; este se ramifica y forma un micelio vegetativo (fig. 100A). En ocasiones, la oosfera puede transformarse en oospora por partenogénesis, es decir, sin que sea previamente fecundada por un anterozoide.

CLASE HYPHOCHYTRIDIOMYCETES

La característica sobresaliente de los pocos representantes de esta clase de hongos acuáticos, dulceacuícolas y marinos, es la de presentar zoosporas uniflageladas como los quitridiomicetes, pero dicho flagelo, al contrario de estos últimos, está situado en la parte anterior o apical de la zoospora, y además es de tipo piloso, barbulado o mastigonemado. Por esta característica, algunos autores separan a la clase aquí tratada, junto con la clase Oomycetes, en la división Pantonemomycota, pues son las únicas clases de hongos cuyos representantes tienen zoosporas con flagelos pilosos o **pantonemas**.

Las paredes de las células de los talos son muy parecidas a las que presentan los hongos del orden quitridiales, dentro de los que se clasificaron hasta hace poco tiempo, pero están constituidas generalmente por quitina, celulosa y glucanas, y no sólo por quitina y glucanas como en el orden indicado. Como estos, son parásitos de algas y de otros hongos o saprobios en restos de vegetales y de artrópodos.

Existen hifoquitridiomicetes holocárpicos o eucárpicos; los primeros, cuando se comportan como parásitos, son endobióticos; los segundos forman un sistema de rizoides dentro de su hospedante, y el resto del talo, generalmente esferoidal, permanece sobre el mismo y se transforma en zoosporangio, siempre inoperculado. Las zoosporas, cuando maduran, salen del zoosporangio por el ápice de una papila que se alarga en forma de tubo. Al quedar libres las zoosporas se fijan a la superficie del hospedante, al que infectan cuando pierden su flagelo, y germinan penetrando en él de manera total o parcial. En las formas más complejas se forma un rizomicelio parcialmente septado, monocéntrico o policéntrico.

La reproducción casi siempre es exclusivamente asexual, por zoosporas. La reproducción sexual se conoce sólo en pocas especies.

La clase Hyphochytridiomycetes tiene un solo orden (Hyphochytriales) con tres familias (Rhizidiomycetaceae, Anisolpidiaceae e Hyphochytriaceae).

Rhizidiomyces parasiticus (fam. Rhizidiomycetaceae). Es parásito de otros hongos acuáticos, en particular de especies de quitridiales del género *Rhizophlyctis*. El ciclo biológico del hongo parásito se inicia cuando las zoosporas se fijan y se enquistan sobre una célula hospedante; los quistes germinan y forman rizoides que la penetran e invaden profusamente. La parte del quiste infectante, que permanece fuera del hospedante, crece hasta convertirse en un zoosporangio con una pared gruesa, que después se di-

Figuras 86-97. Plasmodiophoromycetes - Chytridiomycetes.

86. Plasmodios de *Plasmodiophora brassicae* en células de raíz de col, x 1250. **87.** Esporas de *P. brassicae* en células de raíz de col, x 1250. **88.** Esporangios de *Synchytrium endobioticum* en células de tubérculo de papa, x 100. **89.** Talos jóvenes de *Rozella allomycis* en una célula vegetativa de *Allomyces javanicus*, x 750. **90.** Esporangios de latencia de *R. allomycis* en células vegetativas de *A. javanicus*, x 750. **91.** Esporangio joven de *Phlyctochytrium* sp., mostrando la apófisis y los rizoides, x 1000. **92.** Esporangio maduro de *Phlyctochytrium* sp., mostrando dos papilas y las zoosporas, x 1000. **93.** Talo joven de *Phlyctochytrium* sp., mostrando los rizoides, x 1000. **94.** Gametangios masculinos y femeninos en un gametotalo haploide de *A. javanicus*, x 750. **95.** Gametas móviles, masculinas y femeninas, escapando de los gametangios de *A. javanicus*, x 750. **96.** Esporangios de latencia (meiosporangios) en un esporotalo diploide de *A. javanicus*, x 350. **97.** Esporangios (mitosporangios) en un esporotalo diploide de *Allomyces* sp., x 300.

Figura 98. Ciclo de vida de *Chytriomyces hyalinus* (Chytridiomycetes).

A-E. En la fase de reproducción asexual, cada una de las zoosporas que escapan de la vesícula esporangial nada por un tiempo, se enquista y eventualmente germina para formar un talo que se transforma en zoosporangio. **F-I.** En la fase de reproducción sexual, la germinación de las zoosporas enquistadas origina talos cuyos contenidos se unen para formar un cigoto que se convierte en un zoosporangio de latencia; después de una probable meiosis, el zoosporangio de latencia germina de la misma manera que el zoosporangio de origen asexual.

Figura 99. Ciclo de vida de *Allomyces macrogynus* (Chytridiomycetes).

Se caracteriza por una alternación de generaciones bien definida, con gametotalos haploides alternando con esporotalos diploides. **A.** Gametotalo joven adherido al sustrato por medio de rizoides. **B.** Gametotalo con gametangios masculinos, de color naranja, desarrollados sobre gametangios femeninos, incoloros. **C-D.** Gametas masculinas y femeninas móviles (planogametas) liberadas de los gametangios. **E-H.** Copulación de dos gametas de sexo opuesto para formar un cigoto biflagelado que posteriormente pierde los flagelos y se enquista. **I-K.** Germinación del quiste diploide para dar lugar al esporotalo, el cual presenta zoosporangios de dos tipos, unos de pared delgada e incoloros (mitosporangios) y otros de pared gruesa y pigmentados (meiosporangios). **L-N.** Las zoosporas diploides liberadas de los zoosporangios incoloros nadan por un tiempo, se enquistan y germinan para originar nuevos esporotalos, de manera que repiten la generación diploide. **Ñ-Q.** Los zoosporangios de latencia sufren meiosis al tiempo de germinar y liberan zoosporas haploides; estas se enquistan y después germinan para formar los gametotalos que inician una nueva generación haploide.

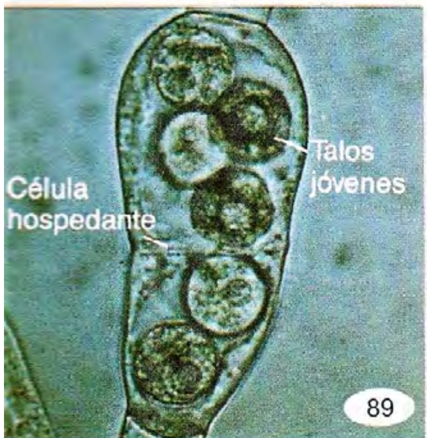
Figura 100. Ciclo de vida de *Monoblepharis polymorpha* (Chytridiomycetes).

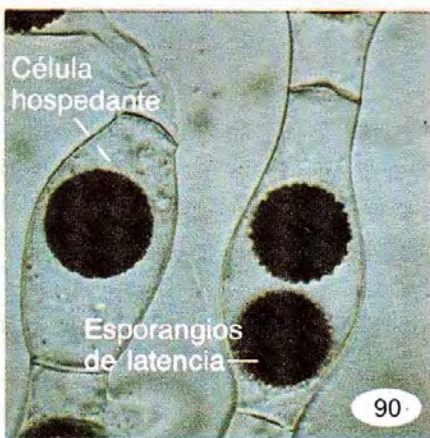
A-E. Fase de reproducción asexual, haploide, en la que las hifas somáticas desarrolladas en el sustrato producen esporangios que liberan zoosporas; estas se enquistan y eventualmente germinan para originar las hifas somáticas. **F-J.** En la fase de reproducción sexual, las hifas somáticas desarrollan oogonios y sobre ellos anteridios. De cada anteridio salen varios anterozoides (gametas masculinas móviles), haploides, pero sólo uno de ellos penetra a cada oogonio para fertilizar a la oosfera (gameta femenina inmóvil), haploide, la cual, ya fertilizada, emerge del oogonio y permanece adherida sobre él para formar la oospora, diploide. La meiosis probablemente sucede durante la germinación de la oospora para dar origen a las hifas somáticas haploides. Este tipo de reproducción sexual no se presenta en ningún otro grupo de hongos.

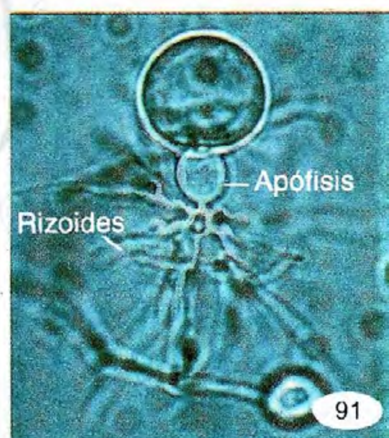

Plasmodio
Célula hospedante
86

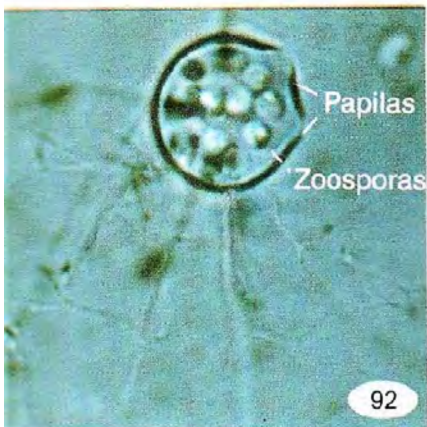

Esporas
87

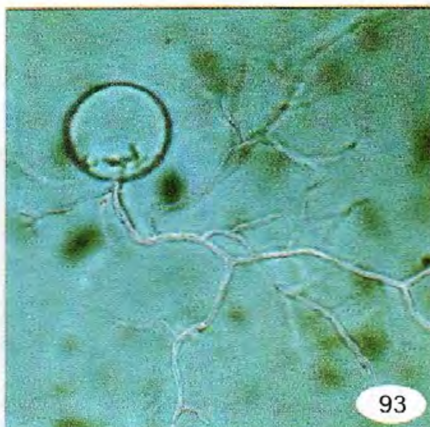

Esporas
88

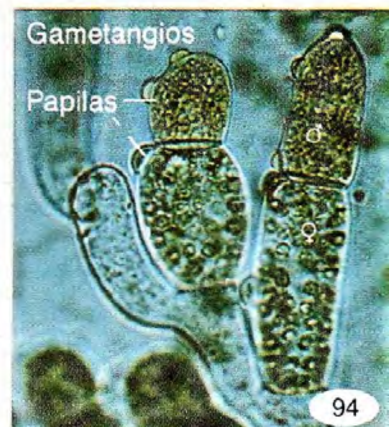

Talos jóvenes
Célula hospedante
89


Célula hospedante
Esporangios de latencia
90

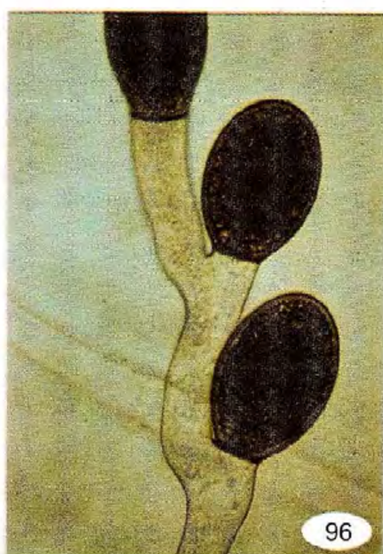

Apófisis
Rizoides
91

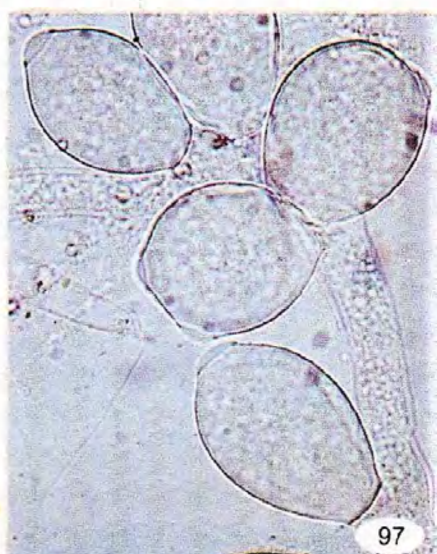

Papilas
Zoosporas
92

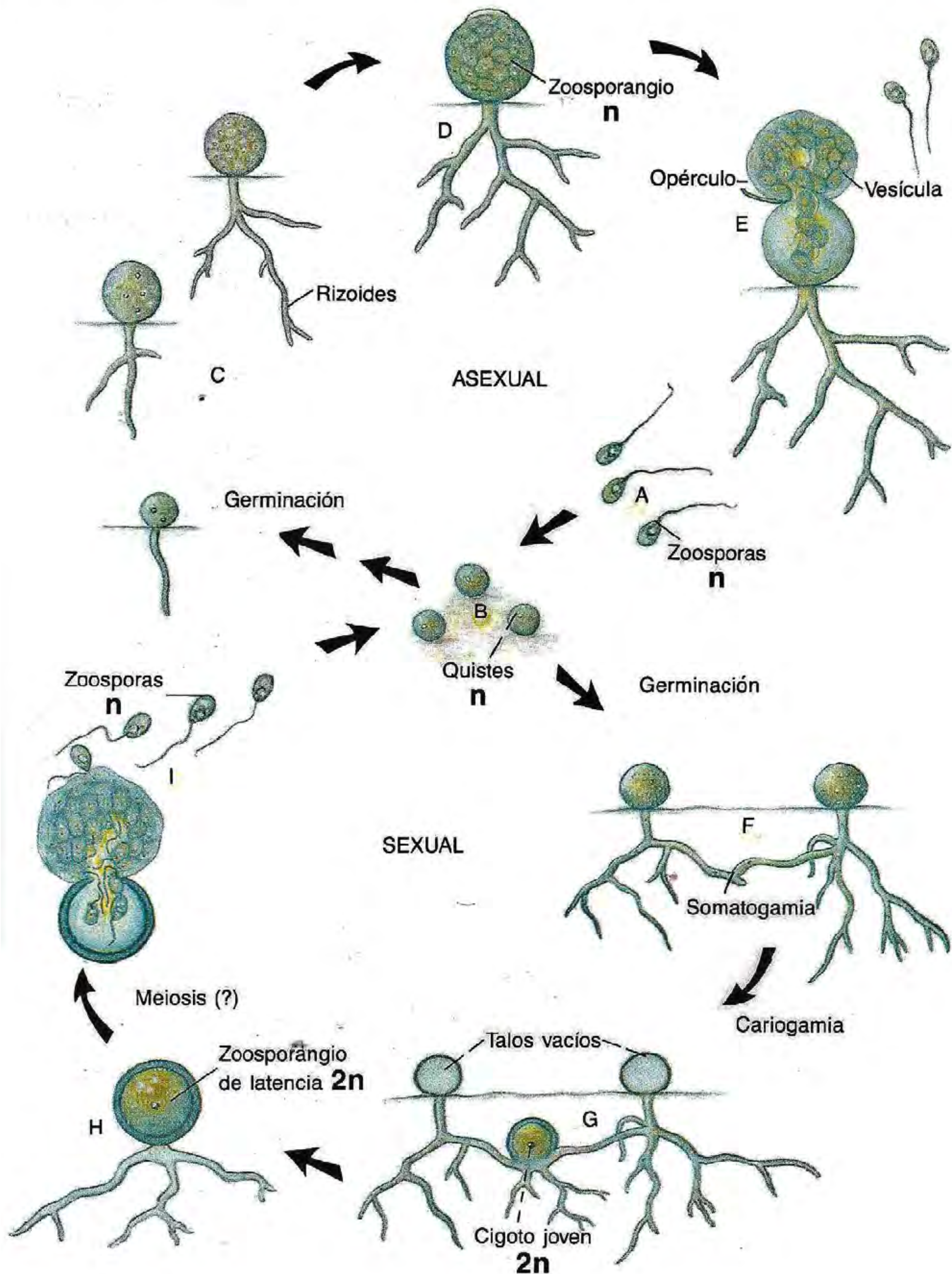

93

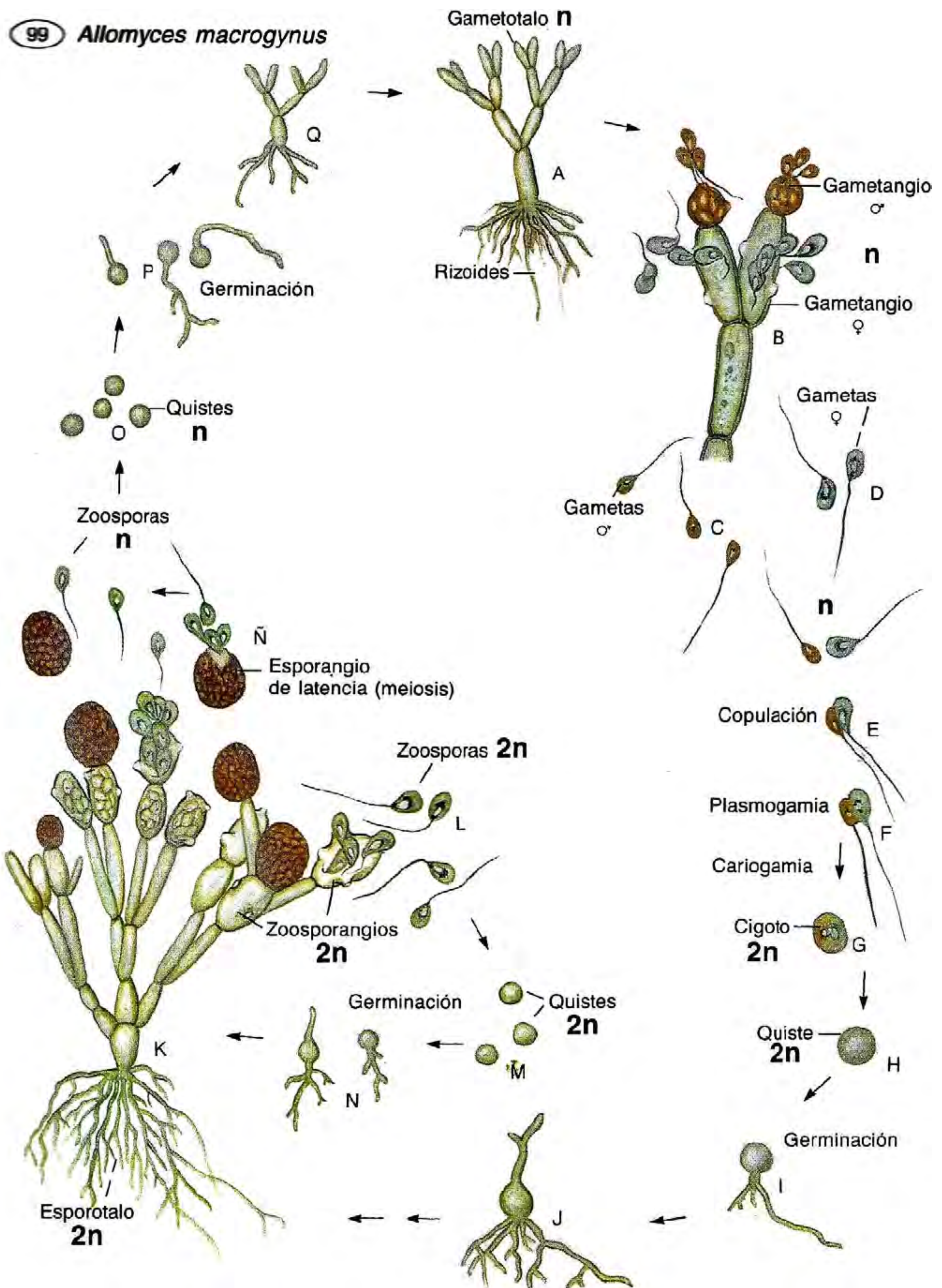

Gametangios
Papilas
♂
♀
94

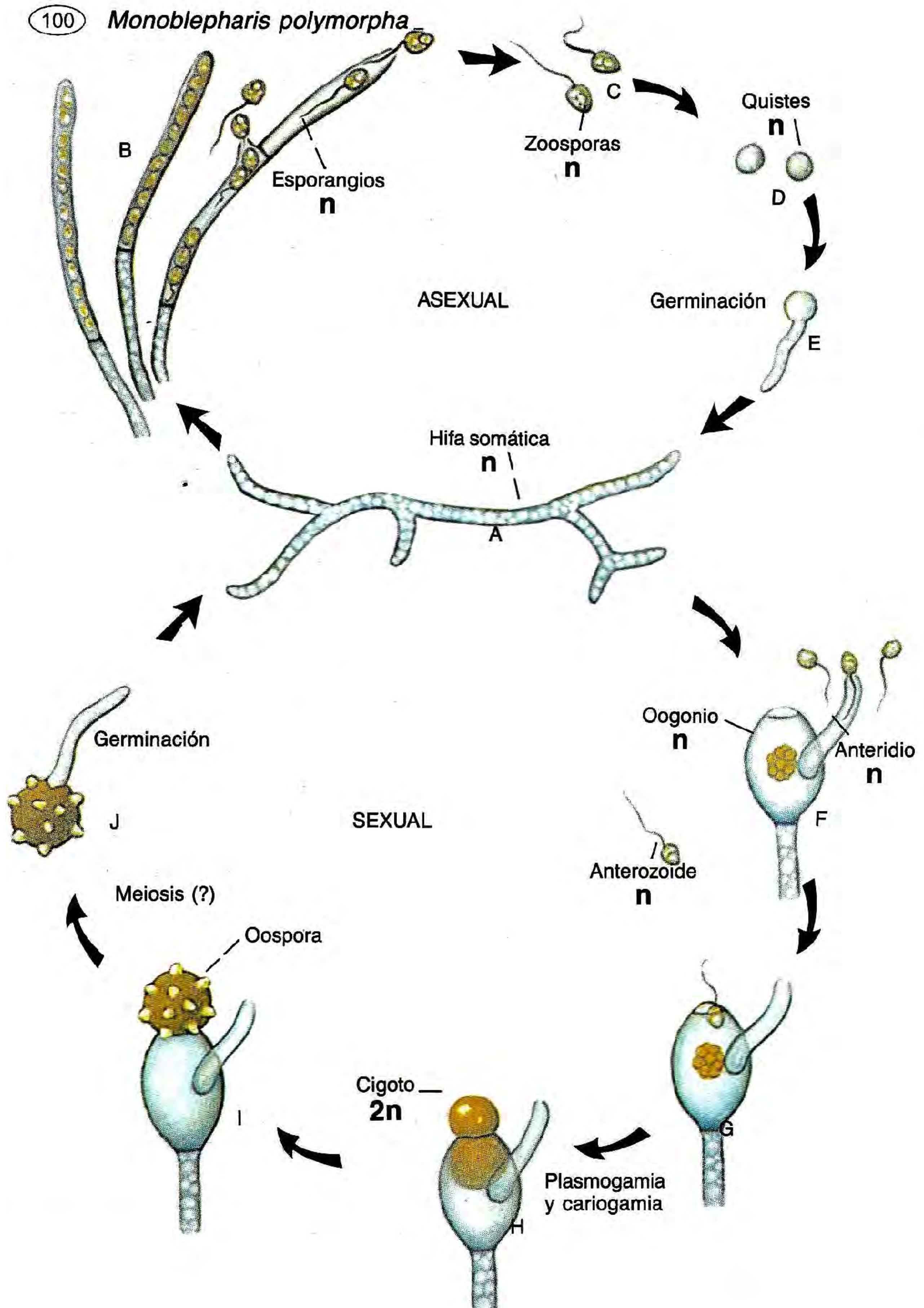

♂
Gametas
95


96


97


98
Chytriomyces hyalinus
Zoosporangio
n
D
Opérculo
Vesícula
E
Rizoides
C
ASEXUAL
A
Zoosporas
n
Germinación
B
Quistes
n
Germinación
Zoosporas
n
I
SEXUAL
F
Somatogamia
Cariogamia
Meiosis (?)
Talos vacíos
Zoosporangio
de latencia 2n
H
G
Cigoto joven
2n


99 Allomyces macrogynus
Gametotalo n
Q
A
Rizoides
Gametangio ♂
n
Gametangio ♀
B
P
Germinación
Quistes
O
n
Gametas ♀
D
Gametas ♂
C
Zoosporas
n
n
Ñ
Esporangio de latencia (meiosis)
Copulación
E
Zoosporas 2n
L
Plasmogamia
F
Cariogamia
Cigoto
2n
G
Zoosporangios
2n
Germinación
Quistes
2n
K
N
M
Quiste
2n
H
Germinación
I
Esporotalo
2n
J


100
Monoblepharis polymorpha
B
Esporangios
n
C
Zoosporas
n
Quistes
n
D
ASEXUAL
Germinación
E
Hifa somática
n
A
Oogonio
n
Anteridio
n
F
Germinación
J
SEXUAL
Anterozoide
n
Meiosis (?)
Oospora
G
Cigoto
2n
I
H
Plasmogamia
y cariogamia

suelve quedando libre el grupo de zoosporas que se forma como consecuencia de las divisiones mitóticas sucesivas del núcleo original de la zoospora enquistada. A su vez, las nuevas zoosporas se dispersan e infectan células del mismo o de otros individuos hospedantes. No hay esporangios de resistencia, ni esporas de latencia como en los quitridiomicetes.

Rh. apophysatus. Parásito de oogonios de hongos acuáticos del género *Saprolegnia*, de otros géneros de la familia Saprolegniaceae y de algas crisofitas del género *Vaucheria*; tiene un ciclo biológico semejante al descrito para la especie anterior, del mismo género. El nombre *apophysatus* se debe a que, al germinar la zoospora enquistada sobre un oogonio de los hospedantes mencionados, el tubo de germinación que penetra a este forma un ensanchamiento llamado **apófisis**, el cual queda en el interior del hospedante, así como sus ramificaciones o rizoides, en tanto que el esporangio permanece en el exterior del hospedante, justamente arriba de la apófisis. Las zoosporas salen del esporangio, aún no diferenciadas, en una vesícula que se forma en el ápice del tubo del esporangio.

Anisolpidium ectocarpi (fam. Anisolpidiaceae). Parasita algas marinas feofitas (algas pardas) del género *Ectocarpus*. En esta especie se presenta tanto reproducción asexual, por zoosporas, como sexual, por zoosporas que funcionan como planogametas. Una vez que se efectúa la infección de una célula del hospedante, por dos o más zoosporas, se puede llevar a cabo la fecundación, o unión por pares, de las mismas; se fusionan sus protoplastos (plasmogamia) y después sus núcleos (cariogamia), formándose así un cigoto. El cigoto crece, divide su núcleo (diploide) varias veces, se transforma en una espora plurinuclear persistente, y esta se convierte en zoosporangio, cuyas zoosporas (haploides) salen de este a través de un tubo (tubo de salida de las zoosporas).

Hyphochytrium infestans (fam. Hyphochytriaceae). Presenta un talo profusamente ramificado que parasita los apotecios de hongos de la subclase Discomycetidae (clase Euascomycetes, subdivisión Ascomycotina).

CLASE OOMYCETES

El carácter más importante de los representantes de esta clase es la formación de zoosporas biflageladas: un flagelo es liso (tipo látigo) y el otro corresponde a un pantonema (tipo piloso, barbulado o mastigonemado).

El talo es de tipos muy diversos, pues existen desde las especies con talo muy reducido, unicelular, hasta los talos que forman un verdadero micelio muy ramificado, que se desarrollan profusamente sobre el sustrato en que viven. Las hifas tienen paredes que, por lo común, están constituidas totalmente o en su mayor parte por celulosa, aunque también pueden tener quitina, como es el caso de algunos Leptomitales.

La mayoría de las especies son eucárpicas, aunque hay algunas holocárpicas. Durante la reproducción asexual, las formas eucárpicas forman zoosporas dentro de zoosporangios que permanecen fijos al micelio, o también de esporangios (conidiosporangios) que se desprenden del micelio. En la reproducción sexual no intervienen anterozoides y se forman anteridios que fecundan las oosferas, las que se generan en número de una o más en cada oogonio. En las formas primitivas, (holocárpicas), todo el talo actúa como un gametangio.

La reproducción asexual, sobre todo en las especies parásitas de plantas, tiene gran importancia como medio de propagación, pues durante una parasitosis se originan varias generaciones asexuales; en cambio sólo se produce una generación sexual, durante la que se forman elementos de resistencia que permiten la supervivencia de las especies.

Al contrario de las especies que tienen un solo tipo de zoosporas (**monomórficas**), un carácter que llama la atención en muchas especies de este grupo es la presencia de zoosporas que adoptan dos formas distintas (**dimórficas**) en períodos de natación sucesivos, que cuando son dos al fenómeno se le denomina **diplanetismo**, y cuando son varios, **poliplanetismo**. Las zoosporas que se producen en el esporangio, llamadas zoosporas primarias, son más o menos piriformes y con los flagelos situados en la región anterior. Estas zoosporas viven algún tiempo en esta forma, pero luego pierden sus flagelos, se inmovilizan, toman aspecto redondeado y se proveen de una pared delgada. Si las condiciones son propicias, cada uno de estos elementos reproductores germina y constituye un nuevo micelio, pero también puede dar lugar a una zoospora, que se denomina zoospora secundaria, la cual es reniforme y con los dos flagelos situados en la región cóncava de la célula. Esta zoospora generalmente germina y forma un micelio, pero puede transformarse nuevamente, perdiendo sus flagelos, en un elemento inmóvil, para después dar lugar a otra zoospora secundaria. En especies del género *Achlya* se llegan a observar hasta cinco zoosporas secundarias sucesivas a partir de una zoospora primaria o inicial, es decir, son poliplanéticas.

Las especies de este grupo, en su mayoría, viven como saprobias acuáticas o terrestres. Las hay también parásitas de plantas y animales acuáticos, y de plantas superiores, en las que generalmente son parásitas obligatorias.

Las especies saprobias carecen de importancia económica directa. No obstante, hay algunas especies del orden Saprolegniales que ocasionan epidemias en los peces y en sus huevecillos, y las del orden Peronosporales comprenden varios de los más destructivos parásitos de plantas, como *Phytophthora infestans* y *Plasmopara viticola*, que atacan los cultivos de papa y uva, respectivamente.

Clasificación. Los Oomycetes se dividen en cuatro órdenes tomando en cuenta los siguientes caracteres:

Zoosporas siempre formadas dentro del esporangio; especies monomórficas o dimórficas, **monopla-**

néticas, **diplanéticas** o, **poliplanéticas**, raramente **aplanéticas**.

• Orden Saprolegniales. Holocárpicos o eucárpicos; cuando existen hifas estas carecen de constricciones.

• Orden Leptomitales. Eucárpicos; hifas con constricciones.

Zoosporas formadas dentro del esporangio, o si no es así entonces dentro de una vesícula evanescente que se origina del esporangio; especies monomórficas, con zoosporas reniformes. Monoplanéticas, a veces diplanéticas o aplanéticas.

• Orden Lagenidiales. Holocárpicos.

• Orden Peronosporales. Eucárpicos.

Orden Saprolegniales

A los representantes de este grupo se les designa comúnmente con el nombre de mohos acuáticos, porque muchos de ellos se encuentran en las aguas dulces, con preferencia en aquellas que son claras y relativamente puras. En aguas estancadas o con abundantes materias orgánicas, adquieren poco desarrollo debido a la presencia de bacterias y protozoarios. Viven como saprobios en restos vegetales y animales. Algunas especies se han aislado de los suelos húmedos. Ciertas especies llegan a parasitar los peces y sus huevecillos, ocasionando epidemias de importancia económica, y otras causan enfermedades en plantas de cultivo.

Los Saprolegniales tienen micelio bien desarrollado, generalmente con dos tipos de hifas: unas internas en el sustrato, donde se ramifican con amplitud (rizoides), y otras externas salen de las anteriores y dan un micelio algodonoso y blanquizco.

Los talos son holocárpicos o eucárpicos. Las zoosporas muestran diplanetismo en la mayoría de los casos, y en las especies eucárpicas se forman en esporangios más o menos cilíndricos. En la reproducción sexual los anteridios fecundan una o varias oosferas formadas en los oogonios. En algunas especies las oosferas no llegan a fecundarse pero se transforman en oosporas por partenogénesis.

Los Saprolegniales comprenden tres familias: Ectrogellaceae, Thraustochytriaceae y Saprolegniaceae, las dos primeras con especies que no desarrollan micelio, unicelulares y holocárpicas. Las especies de Saprolegniaceae son más desarrolladas y, de ellas, el género *Saprolegnia* es uno de los más comunes.

Saprolegnia (fam. Saprolegniaceae, figs. 101, 105-109). La mayoría de las especies son saprobias acuáticas y se desarrollan sobre restos vegetales y animales, que muy a menudo son semillas y moscas muertas que han caído en el agua.

El micelio es muy ramificado y se desarrolla ampliamente (fig. 101A), notándose a simple vista como una masa algodonosa y blanquizca. Las hifas vegetativas son de dos clases: las hifas rizoidales, pequeñas, penetran al sustrato y permiten la fijación del micelio y la absorción de sustancias nutritivas, y las hifas externas, que crecen fuera del sustrato, muy ramificadas, y que constituyen la parte visible del micelio, en donde se forman los órganos de reproducción. Las hifas pueden ser bastante gruesas o muy delgadas según las especies.

Al efectuarse la reproducción asexual se desarrollan zoosporangios en las hifas externas. La parte terminal de algunas hifas se alarga e hincha un poco, acumulándose en ese sitio abundante protoplasma y numerosos núcleos. En la base de esta porción se genera un tabique transversal que la aísla del resto de la hifa, para constituir así un zoosporangio cilíndrico alargado, un poco más grueso que la hifa en la que se formó (fig. 101B). Más tarde, y a partir de la pared del zoosporangio, se forman hendiduras o surcos que terminan por transformarse en delgadas membranas que aíslan pequeñísimas porciones uninucleadas de protoplasma, las que se transforman en zoosporas biflageladas. Estas, almadurar, se escapan a través de un poro que se abre en la pared, situado en la región terminal del zoosporangio. Las zoosporas quedan libres en el agua y presentan diplanetismo (fig. 101C). Las zoosporas primarias son más o menos piriformes y con dos flagelos en la parte anterior. Después de cierto tiempo en este estado, pierden sus flagelos, se inmovilizan o enquistan, segregan una pared delgada y constituyen lo que algunos micólogos han llamado **quistes**, **cistes** o **cistosporas** (fig. 101D). Después de un corto tiempo de vida latente, la pared del quiste se rompe y se escapa una masa protoplasmática que forma una zoospora secundaria reniforme con dos flagelos implantados lateralmente (fig. 101E, F), la que después de un período de natación vuelve a formar otro quiste (fig. 101G); cuando este germina desarrolla un nuevo micelio (fig. 101H).

Un fenómeno que se observa en *Saprolegnia* es el llamado de proliferación intrasporangial, en el cual el zoosporangio que ha quedado vacío, por liberación de las zoosporas, desarrolla un nuevo zoosporangio a partir del septo inferior. Se pueden desarrollar así varios zoosporangios sucesivos, algunos de los cuales lo hacen dentro de los que han quedado vacíos (figs. 106, 107).

En *Saprolegnia* se ha observado otro método de reproducción asexual, por medio de gemas o yemas, que se forman aisladas o en cadenas intercalares en ciertas partes de las hifas o en la extremidad de las mismas (fig. 101A). Son elementos unicelulares globosos, ovoides o piriformes, con pared gruesa. Al madurar se separan del micelio y después de un tiempo variable de vida latente, al encontrar un medio propicio, germinan produciendo hifas que se desarrollan en un nuevo micelio (fig. 101A2). A veces, las yemas no germinan directamente produciendo un micelio sino que forman un zoosporangio en el extremo de la hifa. Algunos autores denominan clamidosporas a las yemas.

La reproducción sexual de los Oomycetes es oogámica, por contacto gametangial (gametangia), y la meiosis se lleva a cabo en los gametangios (por lo menos en todas las especies que han sido investigadas con métodos modernos) y no en el cigoto, por lo que los núcleos de las estructuras somáticas y de reproducción asexual, así como los de los gametangios jóvenes, son diploides. Esta evidencia ha sido obtenida del estudio de varias especies de Saprolegniales y Pe-

ronosporales, y de una especie de Leptomitales (*Apodachlya brachynema*). Los Lagenidiales no han sido estudiados en este aspecto, pero considerando que como en todas las demás características principales concuerdan con los otros Oomycetes, se supone que también son diploides, mientras no se demuestre lo contrario. El hecho de que los Oomycetes presenten un ciclo de vida **diplobióntico** (fase diploide de mayor duración que la haploide), ausencia de quitina en la pared celular y reproducción sexual, ha conducido a que sean tratados de diversas maneras por distintos micólogos; así, Alexopoulos y Mims (1979) los separan en una subdivisión propia, la Diplomastigomycotina; Copeland (1956) separa los Oomycetes de los otros hongos en su subreino Dimastigomycota, del reino Protoctista, y Shaffer (1975) también los excluye del reino Fungi.

Generalmente, las especies son homotálicas, y en condiciones propicias efectúan la reproducción sexual. Por lo común, los órganos sexuales, anteridios y oogonios, se desarrollan en la porción terminal de las hifas (fig. 101I), aunque en ocasiones pueden ser intercalares. En la formación de los oogonios se observa que la extremidad de las hifas se ensancha, toma un aspecto globoso y se forma un tabique que separa el órgano formado del resto de la hifa. Dentro de cada oogonio queda un protoplasma con muchos núcleos, en el que se aíslan pequeñas masas protoplasmáticas esféricas con varios núcleos, delimitadas por delgadas membranas que se forman alrededor de las mismas. Se constituyen así varias oosferas cuyo protoplasma contiene varios núcleos. Después queda sólo un núcleo en cada oosfera, pues los demás degeneran. Un carácter importante de las oosferas es la posición del ooplasto, **céntrica** o **excéntrica**, según la distribución de los glóbulos de grasa, útil en la distinción de las especies (figs. 101J, 108).

Los anteridios se forman en la extremidad de hifas laterales que pueden partir de la misma hifa que soporta al oogonio, o de otras hifas cercanas. Para ello, la porción terminal de estas hifas se ensancha un poco, se tabica en su base y se forma un anteridio alargado, cilíndrico o algo claviforme, cuyo protoplasma contiene varios núcleos (fig. 101I).

Uno o varios anteridios se ponen en contacto con la pared del oogonio, y producen uno o varios tubos de fertilización que la atraviesan y se dirigen a las oosferas (fig. 101J). A veces, al entrar los tubos al oogonio, pueden ramificarse y enviar ramas a las oosferas. La extremidad de los tubos de fertilización, o de sus ramas, se pone en contacto con las oosferas y un núcleo del anteridio llega a cada una de estas, efectuandose la fecundación cuando se lleva a cabo la cariogamia (fig. 101 K, L). Efectuada la fecundación, cada oosfera constituye un cigoto diploide, que secreta una gruesa pared y se transforma en oospora (figs. 101L, 109). Después de un período de vida latente, las oosporas quedan libres por desintegración de la pared del oogonio (fig. 101M); si caen en un medio propicio, germinan formando una hifa (fig. 101N) en cuya terminación se desarrolla un zoosporangio con zoosporas; estas, al quedar libres, forman nuevos micelios. Durante las primeras etapas de la germinación, el núcleo de la oospora se divide por meiosis y así se constituyen zoosporas haploides, cuando llega el momento en que estas se forman.

En muchos casos se ha comprobado que las oosferas se desarrollan por partenogénesis, pues los anteridios no se forman, o aunque lleguen a hacerlo no producen tubos de fertilización, o por estos no pasan los núcleos del anteridio a las oosferas.

Aunque la mayoría de las especies de *Saprolegnia* son saprobias, algunas son parásitas; *S. parasitica* (figs. 105-107) puede infectar ciertos peces y sus huevecillos, y causar epizootias que traen consigo fuertes pérdidas en los estanques, acuarios y diversos sitios dedicados a la cría de peces.

Otros *Saprolegniales*. Otros géneros correspondientes a este orden son los siguientes:

Los géneros *Aphanomycopsis*, *Ectrogella*, *Eurychasma* y *Eurychasmidium* (fam. Ectrogellaceae) se caracterizan por tener un talo muy pequeño, unicelular, simple o poco ramificado, endobiótico y holocárpico. Las especies de los géneros *Aphanomycopsis* y *Ectrogella* son parásitas de diatomeas marinas y de aguas dulces, y las de los géneros *Eurychasma* y *Eurychasmidium* lo son de algas feofíceas y rodofíceas; por ejemplo, *Eurychasma dicksonii*, de las feofíceas del género *Ectocarpus*.

Thraustochytrium (fam. Thraustochytriaceae) comprende varias especies parásitas de algas marinas.

Achlya (fam. Saprolegniaceae, fig. 104) incluye especies saprobias de aguas dulces. Las zoosporas primarias duran muy poco tiempo en este estado dentro del zoosporangio, pues se enquistan en el momento en que salen por su ápice. Después pueden germinar directamente o formar zoosporas secundarias. Algunas especies son heterotálicas, como *Achlya bisexualis* y *A. ambisexualis*. En estas se han efectuado interesantes investigaciones sobre la morfogénesis de los órganos sexuales mediante la acción coordinada de varias hormonas sexuales específicas, como el anteridiol, secretadas progresivamente por los mismos hongos, desde que dichos órganos inician su formación hasta su madurez.

Aphanomyces (fam. Saprolegniaceae). Comprende especies parásitas que destruyen las raíces de diversas plantas fanerógamas cultivadas, como remolachas, tomates, chícharos, rábanos y avena; por ejemplo, *A. euteiches* produce la pudrición de la raíz de varias leguminosas, en particular de los chícharos, tanto de los ornamentales como de los cultivados para la producción de la legumbre comestible; *A. cochleoides* ocasiona la enfermedad llamada raíz negra, así como el ahogamiento (*damping-off*) de la remolacha, y *A. raphani* produce oscurecimiento o ennegrecimiento de la raíz del rábano.

Forman esporangios muy delgados, filamentosos, que contienen una sola hilera de zoosporas alargadas. Se han encontrado especies parásitas en algas de los géneros *Spirogyra* y *Zygnema*, y en crustáceos. *A. astaci* parasita langostinos del género *Astacus*.

Las especies de los géneros *Brevilegnia* y *Brevilegniella* (fam. Saprolegniaceae), encontradas todas en el suelo, se parecen mucho a las del género *Thraustotheca*; su diferencia principal consiste en que dentro del

oogonio sólo se forma una oosfera. En general, estos caracteres se consideran más evolucionados dentro de la familia Saprolegniaceae, en relación con los géneros en los que hay diplanetismo y varias oosferas dentro del oogonio.

Dictyuchus (fam. Saprolegniaceae). Los zoosporangios maduros se desprenden del micelio y, por lo mismo, no se forman nuevos esporangios dentro del primero, como sucede en *Saprolegnia*. Además, las zoosporas primarias no son liberadas del zoosporangio, se enquistan dentro del mismo y después forman zoosporas secundarias, que son las que salen del zoosporangio y se vuelven a enquistar; al germinar estas, forman de nuevo zoosporas secundarias, que a su vez se enquistan. Este proceso puede repetirse varias veces (poliplanetismo). Además de especies homotálicas, existen especies heterotálicas.

Geolegnia (fam. Saprolegniaceae). Comprende especies que han sido aisladas del suelo, y que tienen la peculiaridad de no formar zoosporas; en su lugar, dentro del esporangio, se generan aplanosporas que al quedar libres germinan y forman nuevos micelios directamente. Se supone que este carácter es muy evolucionado entre los Saprolegniales, porque también se presenta en los mohos de organización un poco más compleja, de la clase Zygomycetes, aunque igualmente se trata de una adaptación a la vida terrestre, en la cual los elementos reproductores pueden sobrevivir y germinar fuera del medio típicamente acuático.

Plectospira (fam. Saprolegniaceae). Comprende especies que se han encontrado como parásitas en raicillas de tomate y de caña de azúcar, cuando estas plantas han sido cultivadas en invernaderos.

En el género *Pythiopsis* (fam. Saprolegniaceae) sólo se forman zoosporas primarias que, después de enquistarse, germinan para formar un micelio.

Thraustotheca (fam. Saprolegniaceae). Sus especies forman zoosporas primarias que se enquistan dentro del zoosporangio; en esta forma se liberan y pueden germinar directamente o constituir zoosporas secundarias.

Orden Leptomitales

El orden Leptomitales comprende dos familias, Leptomitaceae y Rhipidiaceae. En la primera se incluyen los géneros *Apodachlya* (fig. 25), *Apodachlyella* y *Leptomitus*; la segunda abarca los géneros *Aqualinderella*, *Araiospora*, *Mindeniella*, *Rhipidium* y *Sapromyces*.

El orden Leptomitales incluye especies que viven como saprobias, generalmente sobre sustratos vegetales, en aguas dulces límpidas o turbias, corrientes o estancadas, y de albañal, en la desembocadura de las cloacas. Como caso excepcional entre los ficomicetes y la mayoría de los hongos, *Aqualinderella fermentans* (fam. Rhipidiaceae) vive en anaerobiosis rotal. En muchos de sus caracteres, estos hongos se asemejan a los Saprolegniales, orden en el que estuvieron incluidos constituyendo la familia Leptomitaceae.

El carácter esencial que diferencia a las especies de este orden de aquellas de Saprolegniales es que el micelio está constituido de hifas, que aunque son cenocíticas tienen a intervalos constricciones que delimitan tramos cilíndricos regulares en todo el largo de las hifas, de manera que estas aparentan estar segmentadas. La pared de las hifas, en algunos casos, contiene quitina, pero casi siempre es de celulosa. El protoplasma contiene un polisacárido llamado **celulina**, que se encuentra en gránulos muy refringentes. Estos gránulos se acumulan especialmente, y se hacen más grandes, en las constricciones, donde forman especies de tapones con el aspecto de septos o tabiques. Sin embargo. no se forman verdaderos septos, pues los tapones de celulina llegan a desaparecer. Otros caracteres diferenciales con los Saprolegniales son los órganos reproductores pedicelados y el oogonio con una sola oosfera rodeada por una capa de protoplasma, que es el **periplasma**.

Uno de los géneros más conocidos es *Sapromyces* (fam. Rhipidiaceae), cuyo micelio vive sobre tallos y frutos sumergidos en aguas dulces. El micelio, en su parte basal, tiene una prolongación cilíndrica, a menudo provista de rizoides que la fijan al sustrato. Esta prolongación cilíndrica y basal tiene en su ápice dos o más hifas constreñidas en su punto de origen; las hifas se ramifican varias veces en dos o tres ramas con constricciones en su base.

En la reproducción asexual se generan zoosporangios que, con el aspecto de penachos, se forman en las últimas ramas del micelio. Los zoosporangios quedan sobre cortos pedicelos y pueden ser considerados de tipo intermedio, por su forma, respecto a los que se presentan en Saprolegniales y Peronosporales, pues son alargados o algo ensanchados y piriformes. Al principio los zoosporangios quedan con un protoplasma y numerosos núcleos; después se forma una vacuola central y el protoplasma se fragmenta en numerosos elementos uninucleados, las zoosporas, que son de forma arriñonada y tienen dos flagelos insertados en la parte cóncava. Las zoosporas quedan libres al salir a través de un poro que se abre en la región terminal del zoosporangio. Las zoosporas nadan en el agua, y si encuentran material propicio germinan perdiendo sus flagelos; en algunas especies hay diplanetismo.

La reproducción sexual es por oogamia, y la fecundación se efectúa por contacto gametangial. En el ápice de ciertas hifas, y sobre pequeños pedicelos, se forman oogonios arredondados, cada uno con una oosfera rodeada de periplasma. Los anteridios se forman cerca de los oogonios, en la misma hifa; son pedicelados, tienen aspecto de una clava y encierran un protoplasma con varios núcleos. Se ponen en contacto con los oogonios, forman un tubo de fecundación por el cual se desplaza un núcleo que fecunda el núcleo de la oosfera. Se forma una oospora con pared gruesa, pero su germinación no ha sido observada.

Orden Lagenidiales

Este orden comprende tres familias, cada una de ellas con varios géneros y numerosas especies. Estas familias son la Olpidiopsidaceae, con los géneros *Olpidiopsis*, *Petersenia*, *Pseudolpidium* y *Pseudosphaerita*; la Sirolpidiaceae, con los géneros *Pontisma* y *Sirolpi-*

dium, y la Lagenidiaceae, constituida por los géneros *Lagena* (=*Lagenocystis*), *Lagenidium* y *Myzocytium*.

Los Lagenidiales son un grupo de hongos microscópicos que viven especialmente en aguas dulces, aunque algunos lo hacen en aguas marinas, como parásitos de algas, mohos acuáticos y animales invertebrados o sus huevecillos; por ejemplo, *Myzocytium zoophthorum*, en rotíferos; *M. vermicolum*, en nematodos, y *Lagenidium callinectes* es parásito de los huevecillos de jaibas y cangrejos. Las especies del género *Lagena* se han encontrado en raíces de cereales y gramíneas silvestres, y la especie *Olpidiopsis ricciae* en las hepáticas. Muy pocas especies son saprobias o viven en organismo moribundos. Los representantes de la familia Sirolpidiaceae, *Sirolpidium* y *Pontisma*, son exclusivamente marinos, parásitos de algas clorofitas y rodofitas.

El talo de estos hongos está poco desarrollado y en unos casos es unicelular y en otros filamentoso; en este último caso es un filamento sencillo o levemente ramificado (*Lagenidium*). La pared es de celulosa. Todas las especies parásitas viven dentro de las células del hospedante (endobióticas). La reproducción asexual se efectúa por zoosporas biflageladas, y la sexual por anteridios y oogonios. Las especies son holocárpicas; en las unicelulares, el talo entero se transforma en un esporangio o en un gametangio, y en las filamentosas el filamento se divide en células por medio de septos, y algunas de estas o todas forman esporangios o gametangios.

Dos de los géneros más importantes y mejor conocidos son *Olpidiopsis*, representante de las formas unicelulares, y *Lagenidium*, que representa a las formas filamentosas.

Olpidiopsis (fam. Olpidiopsidaceae). Comprende especies parásitas de ficomicetes de aguas dulces, y algunas de algas de aguas dulces y marinas. El talo, ya maduro, consta de una célula globosa u ovoide que se encuentra dentro de la célula hospedante; el protoplasma contiene muchos núcleos y está rodeado de una pared de celulosa. Al efectuarse la reproducción asexual, toda la célula se transforma en un zoosporangio, para lo cual el protoplasma se divide en numerosas zoosporas biflageladas, que se escapan por un pequeño tubo que forma el esporangio y que se abre fuera de la pared de la célula hospedante. Las zoosporas se desplazan en el agua, y si encuentran un hospedante adecuado penetran en una de sus células y la parasitan. Algunas especies tienen zoosporas con diplanetismo.

En la reproducción sexual se ha observado que en una misma célula hospedante, donde hay varios talos parásitos, unos son pequeños y otros grandes; los pequeños actúan como gametangios masculinos y los grandes como femeninos, que se aproximan, se tocan por un punto de su pared, se abre un poro en el sitio de contacto y, a través de este, el protoplasma del gametangio masculino pasa al gametangio femenino, efectuándose así la plasmogamia y posiblemente la cariogamia por pares de varios núcleos, pues los gametangios son multinucleados. La oospora resultante se rodea de una pared gruesa, provista externamente de prolongaciones puntiagudas que semejan espinas. Después de un tiempo de vida latente, la oospora germina formando zoosporas.

Las especies del género *Lagenidium* (fam. Lagenidiaceae) viven principalmente como parásitas de algas de aguas dulces (clorofitas de los géneros *Oedogonium*, *Chaetomorpha*, *Cosmarium*, *Spirogyra*, *Mesocarpus*, *Mougeotia*, *Micrasterias* y *Closterium*, así como diatomeas y cianofíceas); también se han encontrado en granos de polen de varias especies de pinos, en huevecillos y embriones de rotíferos, y en larvas de mosquitos, copépodos y dafnias o pulgas de agua.

El talo de *Lagenidium* puede constituir desde un filamento pequeño y sencillo hasta un micelio poco ramificado, y en ambos casos vive dentro de la célula del hospedante. En el momento de la reproducción, y según las especies, todo el talo, si es pequeño, se transforma en un órgano reproductor, pero si es más grande y ramificado se forman septos que lo dividen en células y cada una de estas se transforma en un zoosporangio o en un gametangio. En la reproducción asexual una o más células del talo emiten un tubo que atraviesa la pared de la célula hospedante hacia el exterior; a través de este tubo se desplaza el protoplasma a la extremidad del tubo, donde forma una vesícula; en este momento el protoplasma se fragmenta y forma numerosas zoosporas biflageladas y reniformes, que quedan libres al romperse la vesícula. Las zoosporas se desplazan en el agua y si llegan a otra célula hospedante la parasitan penetrando su pared.

En la reproducción sexual unas células se transforman en oogonios con una oosfera en su interior; otras células cercanas se convierten en anteridios que forman un tubo de fecundación a través del cual fluye el protoplasma del órgano masculino que va a fecundar a la oosfera. Se forma una oospora con pared gruesa, que después de un período de vida latente dentro de la célula hospedante, germina allí mismo formando una zoospora que se escapa de dicha célula hospedante, queda libre en el agua y va a parasitar a otro hospedante.

Orden Peronosporales

En este orden, con representantes muy numerosos, se encuentran las especies más evolucionadas de los hongos con elementos flagelados. Su micelio, bien desarrollado, está formado de hifas más o menos cilíndricas, muy ramificadas y cenocíticas, aunque en las hifas que han llegado a la vejez se pueden formar septos.

En las especies parásitas, el micelio generalmente es intercelular, y las hifas se extienden entre las células del hospedante, a las que envían haustorios de aspecto muy diverso en cada caso particular y según los géneros a los que pertenecen dichas especies. En algunos representantes, las hifas también pueden ser intracelulares, pasando a través de las células del hospedante.

En la reproducción asexual se forman esporangios ovales o con aspecto de limón. Algunas especies generan sus esporangios en hifas vegetativas que no se diferencian de las demás, y quedan unidos a ellas al madurar. Sin embargo, en otras especies los esporan-

gios, también llamados conidiosporangios, se desprenden en su madurez y se forman en hifas especiales que constituyen esporangióforos. En algunas especies estos conidiosporangios actúan como conidios, ya que pueden germinar directamente sin originar zoosporas. En la mayoría de las especies se producen zoosporas reniformes, con dos flagelos, y monoplanéticas. Al quedar libres, nadan por poco tiempo, se enquistan y después germinan formando nuevos micelios.

La reproducción sexual es muy parecida a la que muestran los Saprolegniales, con la intervención de anteridios y oogonios. Los anteridios pueden tener uno o varios núcleos, y el oogonio por lo común forma una sola oosfera, también con uno o varios núcleos, que está rodeada, dentro del oogonio, por periplasma. La fecundación se efectúa por cariogamia de núcleos femeninos y masculinos, después de la formación de los tubos de fertilización que envía el anteridio hacia las oosferas; según el número de núcleos que tenga la oosfera, se fusionan uno o varios pares de núcleos y se obtienen cigotos, y oosporas uni- o multinucleadas.

Algunas especies se caracterizan porque la oospora forma gruesas paredes, con notorios espesamientos y ornamentaciones. La germinación de las oosporas se hace de maneras distintas, aunque generalmente se producen hifas que en su extremidad constituyen zoosporangios con zoosporas.

Las numerosas especies de este orden viven en el agua, en la tierra o en ambos medios. Existen muchos parásitos de plantas fanerógamas cultivadas, en las que a menudo producen epidemias con las consecuentes pérdidas económicas. Muchas de las enfermedades conocidas con los nombres de putrefacciones, podredumbres, royas blancas y mildiús vellosos son producidas por hongos de este orden. Aunque algunas especies han sido cultivadas en el laboratorio, otras no se han logrado; estas últimas son, por tanto, parásitas estrictas u obligadas.

Tomando en cuenta los caracteres de los esporangios y de los esporangióforos, el orden Peronosporales se clasifica en tres familias: Pythiaceae, Peronosporaceae y Albuginaceae. A estas se añadió recientemente la familia Peronophythoraceae, que se considera intermedia entre las familias Pythiaceae y Peronosporaceae, y que comprende un solo género con una especie, *Peronophythora litchii*, parásita de los frutos de la planta sapindácea llamada litchi (*Litchi chinensis*); esta es muy apreciada por sus frutos aromáticos comestibles, conocidos con los nombres comunes de litchi, nueces o ciruelas litchi y avellanas chinas.

Los representantes de la familia Pythiaceae son saprobios o parásitos facultativos, y producen sus esporangios directamente sobre hifas somáticas o sobre esporangióforos no diferenciados, de crecimiento indeterminado; esto significa que el esporangióforo continúa su crecimiento indefinidamente y va produciendo esporangios mientras crece, de manera que en un mismo esporangióforo se presentan esporangios de diferentes edades, desde primordiales hasta maduros. En cambio, las especies de la familia Peronosporaceae, que en algunos caracteres se asemejan a las de Pythiaceae, son parásitas obligadas, y producen sus esporangios en esporangióforos bien diferenciados, característicamente ramificados, y de crecimiento determinado. Esto significa que un esporangióforo no produce esporangios hasta que completa su desarrollo y madura, que es cuando produce una sola cosecha de esporangios, todos ellos de aproximadamente la misma edad. Cuando los esporangios se desprenden, el esporangióforo se seca y muere. Las especies de Albuginaceae también son parásitas obligadas, pero forman esporangióforos claviformes, cortos, de crecimiento indeterminado, cada uno con una cadena de esporangios en el ápice.

Phytophthora infestans (fam. Pythiaceae, fig. 102). Este hongo es de gran importancia económica, ya que cuando las condiciones son favorables para su desarrollo produce la más seria de todas las enfermedades de la papa. El parásito vive sobre diversas solanáceas, especialmente en la papa, a la que causa la enfermedad llamada mildiú, podredumbre, gangrena o tizón tardío de la papa, siendo este último el nombre más generalizado.

La infección inicial en los cultivos se hace generalmente en primavera, al colocarse en la tierra fragmentos de papa con objeto de propagarla. Si alguno de estos fragmentos está infectado con micelio del hongo (que proviene de infecciones anteriores), al germinar las yemas, el micelio se desarrolla en los brotes y en poco tiempo forma esporangios si las condiciones de humedad y temperatura son favorables. Estos esporangios son llevados por el agua o el viento a la superficie de plantas sanas, en donde pueden germinar directamente o formar zoosporas. Así que la primera infección de un cultivo proviene de los tubérculos parasitados, en los que el micelio ha pasado el invierno o el tiempo de almacenamiento de los tubérculos. Los primeros brotes infectados son los que difunden la enfermedad.

Si las zoosporas caen sobre las hojas, ya sea en el haz o en el envés, nadan un poco en el agua de lluvia que exista sobre ellas, se enquistan y luego cada una produce un tubo de germinación que forma un **apresorio** y de este una hifa infectiva que atraviesa las células epidérmicas, perforando la cutícula, o bien el tubo penetra directamente o a través de los orificios de los estomas (fig. 102A). Una vez que llega a los tejidos internos de la hoja, este tubo desarrolla un micelio intercelular muy ramificado, y muchas de sus hifas forman haustorios dentro de las células (fig. 102B). En pocos días (6 o 7), el micelio vegetativo alcanza su madurez y, entonces, principalmente por el envés de las hojas, emergen a través de los estomas numerosas hifas que constituyen esporangióforos ramificados, cuyas ramas están formadas de células colocadas unas a continuación de otras, dando el aspecto de nudos y entrenudos. En la terminación de las ramas, o en las partes laterales de las mismas, y a partir de las células que las constituyen, se forman esporangios con aspecto de limón (fig. 102C). Estos esporangios se desprenden, y por el agua o por el viento son llevados a los tallos o tubérculos de la misma planta o de otras (fig. 102D). La germinación de los esporangios se puede efectuar de dos maneras, directa o indirecta.

En el primer caso, a partir del esporangio se origina un tubo que penetra por la epidermis y forma un micelio en los tejidos internos. En el segundo caso, que es el más común, el esporangio forma numerosas zoosporas biflageladas que al madurar se escapan por rompimiento de la pared del esporangio en su parte terminal. Una vez libres, las zoosporas se comportan como ya se indicó y dan lugar a nuevas infecciones (fig. 102E-G).

La reproducción sexual en este hongo parece ser poco frecuente. Se han encontrado oosporas en tubérculos infectados, pero estos elementos no desempeñan un papel importante en la propagación de la enfermedad, ni en la supervivencia de la especie. Durante el desarrollo de los órganos sexuales, el oogonio perfora el anteridio, crece a través de este y adopta un aspecto globoso arriba del mismo. El anteridio es plurinucleado y, ya maduro, forma una especie de embudo con aspecto de collar, alrededor de la base del oogonio; es decir, corresponde al tipo llamado **anfígino** (fig. 102H-I). Este tipo de anteridio se opone al frecuente tipo **parágino**, de otros oomicetes, en el que el anteridio se forma al lado del oogonio. La fecundación no ha sido observada, aunque se supone que puede efectuarse. Sin embargo, se sabe que en este hongo las oosferas se desarrollan por partenogénesis y forman oosporas sin necesidad de los anteridios. Aunque el oogonio tiene varios núcleos, sólo uno es fecundado y los demás se desintegran, de manera que en cada oogonio se forma una sola oospora (fig. 102J-K). Esta es **aplerótica**, es decir, no llena la cavidad del oogonio como en otros peronosporales, cuyas oosporas son llamadas **pleróticas** porque sí llenan las cavidades de sus correspondientes oogonios. Los términos aplerótico y plerótico también se pueden aplicar a los oogonios o a los esporangios, según estén llenos, en forma parcial o total, de elementos reproductores: oosporas o zoosporas, respectivamente. En general, la primera hifa que resulta de la germinación de la oospora forma, en su extremidad, un esporangio que puede germinar directamente o, con más frecuencia, produce zoosporas biflageladas que germinan sobre un hospedante adecuado después de enquistarse e inician una nueva infección en el mismo (fig. 102L-N, O, B).

Después de la infección inicial, en infecciones secundarias en una misma planta el parásito se desarrolla primero en las hojas y después, por los esporangios producidos en estas, pasa a los tallos y más tarde a los tubérculos; en caso de que estos se encuentren a cierta profundidad (más de 10 cm), pueden conservarse sanos, aunque en el momento de la recolección con frecuencia se contaminan con esporangios que han quedado en la superficie de la tierra.

Todos los órganos de la planta, exceptuando las raíces, pueden ser afectados. En las hojas la enfermedad se inicia con la aparición, sobre todo en el haz, de manchas amarillentas aisladas, irregulares, de tamaño variable, que después se hacen negruzcas. En el envés se forman manchas blancas pulverulentas constituidas por los esporangióforos que salen de los estomas. En los tallos y pecíolos se presentan manchas semejantes, y tanto estos como las hojas presentan el aspecto de órganos quemados. Los tejidos internos sufren necrosis, los tallos y pedúnculos se tornan quebradizos, y las hojas se marchitan, se arrugan y desecan rápidamente. En la superficie de los tubérculos aparecen manchas pardas, irregulares y aisladas, que no llegan a cubrir toda la corteza; en correspondencia con estas manchas externas, en la parte interna se forman manchas de un color moreno chocolate característico, que destacan muy bien de la parte sana de la papa. Si los tubérculos están en un sitio seco se endurecen, pero si se encuentran en un lugar húmedo sobreviene la putrefacción de los mismos, probablemente por el desarrollo de microorganismos saprobios.

Las condiciones propicias para el desarrollo y propagación de la enfermedad son un cierto grado de humedad y una temperatura entre 10 y 22ºC. A 30ºC el desarrollo se detiene, y entre 35 y 40ºC el parásito muere en pocas horas. También muere el micelio si prevalecen temperaturas por abajo de 0ºC. Un ambiente seco y cálido impide la germinación de los esporangios.

Según lo anterior, las primaveras y veranos húmedos o lluviosos son favorables a la enfermedad, y en las variedades de papa susceptibles se presenta la muerte total de muchas plantas y una destrucción considerable de los cultivos. Por el contrario, los veranos secos y calurosos son desfavorables para el desarrollo de la enfermedad.

Para evitar el desarrollo y propagación del parásito, es conveniente seguir los siguientes consejos:

1. Elección de variedades de papa más resistentes al parásito. Aunque ninguna variedad es completamente inmune a la enfermedad, pues los órganos aéreos son siempre atacados, la resistencia a la infección reside en los tubérculos, ya que hay variedades de papa que por la época de la maduración o por el mayor espesor de su corteza son menos perjudicadas. Las variedades más finas y delicadas, de corteza delgada, clara o azulada, y de pulpa blanca y blanda, son las más afectadas. Las variedades más ricas en almidón y de corteza más gruesa tienen bastante resistencia.
2. Al plantar los tubérculos hay que separar todos los que presenten manchas oscuras en la corteza o en la pulpa y, por tanto, sólo poner en el terreno tubérculos sanos.
3. El terreno destinado a la plantación debe estar bien labrado, aireado, seco y suelto. Los tubérculos o sus fragmentos deben enterrarse a cierta profundidad, de manera que los cubra una capa de 12 a 15 cm de tierra.
4. Cuando se comienzan a desarrollar los nuevos tubérculos, vigilar que su formación no se haga muy superficialmente; si esto sucede, elevar la tierra al pie de las plantas de manera que quede una capa de suficiente espesor que impida la infección si llegan a caer esporangios de las hojas infectadas. Esta capa puede tener de 15 a 20 cm de espesor, pues si este es mayor no se desarrollan bien los tubérculos.
5. Tomando en cuenta que el micelio del hongo se destruye entre 35 y 40ºC, se aconseja colocar los tubérculos que se van a plantar en un horno con temperatura de 40 a 43ºC, o en recipientes que se sumergen

en tanques con agua entre 48 y 50ºC, manteniéndolos allí por unas cuatro horas. Estas temperaturas no perjudican la germinación de los tubérculos y en cambio sí destruyen los micelios que pudiera haber.

6. Antes de colocar los tubérculos en la tierra, es recomendable lavarlos cuidadosamente con caldo bordelés.

7. Tratar con caldo bordelés las partes aéreas de las plantas sanas y después de la floración.

Algunos datos históricos sobre el tizón tardío de la papa son muy interesantes. Parece ser que la enfermedad se manifestó por primera vez en Alemania en 1830, extendiéndose después a Bélgica e Irlanda. De 1842 a 1845 se encontraba extendida por Inglaterra, Francia e Italia, donde ocasionó daños muy serios. Por esta época, la enfermedad hizo su aparición en Norteamérica, llamando bastante la atención en Massachusetts, Nueva York y Pennsylvania. En 1845 la epifitia fue muy intensa en varios países de Europa, y trajo consigo grave penuria en los mismos. En Irlanda, donde la población se alimentaba básicamente de los cultivos de papa, la epifitia produjo hambre y miseria, y a este hongo se debió, en gran parte, la fuerte corriente de emigración de ese país hacia los Estados Unidos de Norteamérica. Después de 1845, las epifitias trajeron consigo graves daños hasta 1850, en que disminuyó la intensidad de la enfermedad. En la India apareció entre 1870 y 1880, y en Australia y África del Sur dejó tristes recuerdos en 1909.

El hongo es originario de América del Sur, de la región de los Andes en Perú, Chile y Ecuador. Se ha tratado de dar una explicación de por qué la enfermedad no apareció en Europa antes de los años indicados; se sabe que en el siglo XVI los españoles llevaron a Europa los primeros tubérculos de la papa, y que en los siglos XVII y XVIII se llevaron grandes cantidades para su cultivo. La explicación, según diversos autores, debe basarse en el modo como se hizo sucesivamente el transporte de los tubérculos. Cuando se hicieron los transportes en los siglos XVI, XVII y XVIII, los barcos tardaban mucho tiempo en efectuar el viaje a través del océano y de las zonas tórridas, donde los tubérculos se encontraban expuestos a temperaturas superiores a 35ºC, a las que moría el micelio del hongo que algunos tubérculos pudiesen llevar. Posteriormente se utilizaron barcos rápidos y las papas fueron transportadas en bodegas refrigeradas, que las sustraían de la acción del calor; con ello no llegaron a morir los micelios que estaban parasitando ciertos tubérculos, y entonces llegó el hongo a Europa y a Norteamérica, en donde encontró condiciones muy favorables para su desarrollo.

Con respecto al estudio etiológico de la enfermedad en Europa, se sabe que el primero que la atribuyó a un hongo fue Martius en 1842. En 1845 Montagne dio al hongo el nombre de *Botrytis infestans*; Unger, en 1847, lo colocó en el grupo de las peronosporáceas con el nombre de *Perenospora trifurcata*; Caspary, en 1855, estableció la especie *Peronospora infestans* y, por último, en 1876 De Bary creó el género *Phytophthora* y en él incluyó a este hongo, con el nombre de *Phytophthora infestans*.

Ph. infestans es capaz de infectar otras solanáceas, especialmente el tomate o jitomate (*Lycopersicum esculentum*) y la dulcamara (*Solanum dulcamara*). En el jitomate produce la misma enfermedad que en la papa, con síntomas semejantes en tallos, hojas, pecíolos y pedúnculos. En los frutos jóvenes y antes de la madurez, se notan en la superficie manchas pardas e irregulares que aparecen primero cerca del sitio de inserción del pedúnculo y se extienden después por todo el fruto. Los frutos atacados no llegan a madurar, se endurecen, y al secarse la planta se caen y se pudren en la tierra. El micelio del hongo se desarrolla en abundancia en la pulpa de los frutos. La enfermedad es bastante grave en estas plantas y se han llegado a experimentar graves pérdidas en los cultivos de las mismas, especialmente si la estación es cálida y húmeda. La infección se controla y combate de la misma manera ya citada para la papa, aunque sin tomar en cuenta los tubérculos, ya que en esta planta no se forman tallos subterráneos.

También son importantes otras especies de *Phytophthora*, que son las siguientes: *Ph. Phaseoli*, que ocasiona la enfermedad llamada mildiú de las judías o frijoles de Lima (*Phaseolus lunatus*). El bongo infecta hojas, tallos, pecíolos y, sobre todo, las vainas, que se cubren de masas algodonosas blancas, correspondientes a los esporangióforos del hongo. La infección es propagada especialmente por las abejas, que al buscar el néctar de las flores llevan esporangios de una planta a otra. La infección se combate eficazmente con el caldo bordelés. *Ph. cactorum*, hongo al que por atacar y producir graves daños en gran número de plantas herbáceas y leñosas De Bary dio el nombre de *Ph. omnivora*. La enfermedad que produce recibe distintos nombres según las plantas que parasite: podredumbre, tizón y gangrena. Entre las plantas arbóreas, las más parasitadas son el haya (*Ficus silvaticus*), los fresnos (*Fraxinus* spp.), los pinos (*Pinus* spp.) y los abetos u oyameles (*Abies* spp.), y entre las plantas herbáceas diversas solanáceas, poligonáceas, enoteráceas, crasuláceas y cactáceas; también parasita árboles frutales como el manzano y el peral. El hongo se desarrolla especialmente en las plantitas, cuando están terminando su germinación o cuando han terminado este proceso pero aún son pequeñas, por lo que los estragos que ocasiona en los semilleros son notables. La enfermedad se manifiesta en forma de manchas oscuras sobre los cotiledones, los tallitos y las pequeñas hojas, que se desecan y mueren. Después la enfermedad se propaga a toda la planta, incluso a las raicillas, por lo que en muchas ocasiones las plantitas no llegan a salir del suelo. En las plantas jóvenes de chile y berenjena, las manchas empiezan en el pie del tallito (gangrena del pie), el cual se adelgaza, las plantas se marchitan, se tornan amarillentas, se secan y mueren. También son atacados los troncos y las ramas de diversas cactáceas, de los manzanos, de los perales y otros árboles frutales, en donde originan putrefacción. La enfermedad se controla con caldo bordelés en las semillas y en las plantitas jóvenes, separando y quemando las plantas enfermas, y renovando la tierra de los semilleros por otra no infestada, o cambiando los cultivos por plantas que no sean afectadas. *Ph. citrophthora* es el hongo que origina la

enfermedad llamada tizón gomoso o gomosis del tronco, principalmente en los limoneros, aunque también en los nogales, arces, naranjos, mandarinas y otros árboles frutales. La enfermedad se manifiesta principalmente con el aspecto de exudaciones gomosas en el tronco, las ramas y los frutos. Las ramitas delgadas se secan y mueren, y los frutos sufren una putrefacción de color castaño. También son atacadas las plantitas en los semilleros, por lo que llegan a morir. Las copas de los árboles se destruyen y se experimentan fuertes pérdidas en la cosecha de los frutos. La enfermedad se combate con caldo bordelés. Todas las partes afectadas por el hongo se deben cortar o destruir, raspando los tejidos del tronco y las ramitas principales, desinfectando esos sitios con bicloruro de mercurio al 1 por 1 000 y recubriéndolos con pasta bordelesa (sulfato de cobre, 1 kg; cal viva, 2 kg; agua, 10 litros).

Ph. parasitica (=*Ph. nicotianae* var. *parasitica*) origina la enfermedad conocida como podredumbre del pie o gomosis del naranjo, que se produce principalmente en los naranjos, pero también son afectados los limoneros, mandarinos y limas. En 1832 hubo una tremenda epifitia en las islas Azores y, desde entonces, ha provocado estragos en todos los países donde se cultivan plantas cítricas. Los síntomas principales son muy parecidos a los citados en la especie anterior. Las hojas de las plantas se tornan amarillas, las ramitas se secan, las copas de los árboles se deshojan y la cosecha de los frutos se reduce; la corteza parasitada se desprende, los tejidos se descomponen, se pudren y despiden un olor desagradable; muchas de las plantas terminan por morir. La enfermedad se controla de la misma manera que para la especie citada.

Ph. nicotianae (=*Ph. parasitica* var. *nicotianae*) produce la enfermedad mildiú del tabaco (*Nicotiana tabacum*), que fue descubierta y estudiada en 1896, en Sumatra, Java y Borneo, en donde llega a ocasionar perjuicios notables en los cultivos del tabaco. Las hojas se marchitan y secan rápidamente, después de presentar manchas parduscas. El caldo bordelés es eficaz contra la infección en plantitas jóvenes, y además se aconseja situar los cultivos en sitios bien iluminados, ya que la luz atenúa el desarrollo del hongo. Otras especies importantes son *Ph. palmivora*, que ataca el cacao (*Theobroma cacao*), y *Ph. cinnamomi*, parásita del canelero (*Cinnamomum ceylanicum*) y del árbol de la quina (*Cinchona officinalis* y otras especies del mismo género), e igual que *Ph. cambivora* y *Ph. syringae*, destruye los castaños (*Castanea sativa*) y las hayas (*Ficus silvatica*). En México es importante *Ph. capsici* (fig.110), que causa grandes estragos en los chilares (*Capsicum annum*).

Pythiogeton (fam. Pythiaceae) tiene esporangios de forma asimétrica, bastante más anchos que las hifas, con su eje longitudinal en ángulo recto con respecto al del esporangióforo. La germinación de los esporangios se efectúa por zoosporas. La oospora es bastante grande, ocupa casi todo el oogonio, y se rodea de una pared estratificada. Las especies viven como saprobias en el agua sobre sustratos vegetales; entre las principales están *P. utriforme*, *P. transversum* y *P. ramosum*.

Trachysphaera (fam. Pythiaceae). Este género tiene una sola especie, *T. fructigena*. Los esporangióforos son peculiares porque, aunque de forma variable, su aspecto es distinto al de todos los otros géneros de este orden, semejándose un poco al de algunos Mucorales. Su posición sistemática es aún incierta.

Pythium (fam. Pythiaceae). Las especies de este género son cosmopolitas, algunas acuáticas que parasitan a diversas algas de agua dulce y salada, pero la mayoría son saprobias facultativas que viven en suelos húmedos, muchas de ellas capaces de parasitar a diversas plantas en las que causan enfermedades de importancia económica.

El micelio se encuentra bien desarrollado, es cenocítico, aunque a veces, cuando llega a la vejez, puede formar tabiques. Su reproducción asexual se efectúa por zoosporas biflageladas que se generan en esporangios formados en hifas que no se distinguen de las vegetativas, por lo cual no se constituyen esporangióforos diferenciados.

La especie representativa de este género es *P. debaryanum*, un hongo muy ampliamente distribuido que vive como saprobio en sustancias orgánicas de los suelos húmedos, pero muy a menudo parasita plantitas recién germinadas de diversas fanerógamas silvestres y cultivadas. Produce el ahogamiento de las plantulas, la enfermedad de los almácigos o la podredumbre de las plantitas en los semilleros (*damping-off*).

Entre las plantas más atacadas están el trébol, la alfalfa, ciertas especies de camelias, el tomate, el maíz, la remolacha y el mijo, cuyos cultivos llegan a experimentar grandes pérdidas por este parásito.

La infección se efectúa en tallitos jóvenes en cuya epidermis germinan las zoosporas del hongo. Las hifas, originadas de las zoosporas, penetran por la epidermis y se desarrollan ampliamente en los espacios intercelulares y a través de las células, cuyas paredes son perforadas por las hifas. Se forma así un abundante micelio de hifas cenocíticas, ramificadas y hialinas, que coloniza los tejidos de la planta hospedante.

En la reproducción asexual se forman esporangios globosos, terminales o intercalares, en hifas que no se diferencian de las vegetativas. Estos esporangios pueden quedar fijos a las hifas en las que se forman y allí germinar, o también se pueden desprender y ya libres son llevados a otros sitios por el agua o el viento. En ocasiones, al ponerse en contacto con otra plantita, pueden germinar directamente, produciendo un filamento capaz de efectuar una nueva parasitosis. En la mayoría de los casos, los esporangios germinan produciendo zoosporas. Para ello producen un corto tubito, a través del cual fluye el protoplasma que se acumula en la extremidad del tubo formando una masa globosa muy transparente llamada **vesícula**. Dentro de esta vesícula se diferencian numerosas zoosporas reniformes con dos flagelos laterales situados en la parte cóncava. La vesícula se revienta y las zoosporas quedan libres y se desplazan en el agua del suelo por un cierto tiempo. Si las zoosporas se ponen en contacto con la superficie de una planta susceptible, pierden sus flagelos, se enquistan, adquieren una forma más o menos globosa y luego germinan produciendo

una hifa que penetra en los tejidos de la planta hospedante.

Por su sexo, *P. debaryanum* es homotálico y produce los oogonios y anteridios en el mismo micelio, muy cerca unos de otros, a veces en la misma hifa. Los oogonios son globosos y desarrollan una oosfera multinucleada en un principio, uninucleada cuando madura, que queda rodeada por un periplasma delgado y multinucleado. Los anteridios, un poco alargados o en forma de clava, al principio son multinucleados, pero después sólo queda un núcleo y los demás se desintegran. El anteridio se pone en contacto con el oogonio, produce un tubo de fertilización que llega hasta la oosfera y a través de ese tubo pasa el núcleo masculino que se desplaza hasta la oosfera y se une al núcleo femenino, formando así un cigoto. Este se rodea de una gruesa pared y se transforma en una oospora, con carácter de resistencia. Después de un período de vida latente, y si la oospora encuentra condiciones propicias, germina formando un tubo, que se desarrolla en la epidermis de una planta hospedante e inicia otra parasitosis.

La enfermedad se manifiesta en las plantitas por la aparición, en los tallos, de unas manchas pardas que se reúnen y forman una especie de anillo de podredumbre, mientras la región superior de la planta se pone amarilla y se seca. Después las plantitas se doblan y caen sobre el suelo, donde termina su putrefacción. La parasitosis es muy contagiosa, ya que en los semilleros o almácigos las plantitas están muy próximas entre ellas y el hongo se propaga rápidamente de unas a otras, formándose áreas de plantas muertas, que pronto se ensanchan, a menos que se separen y se destruyan todas las plantas que estén atacadas. Como este hongo puede ser saprobio no se destruye con la muerte de las plantas infectadas, y el micelio que frecuentemente queda en los tejidos de vegetales en putrefacción que están en el terreno es capaz de infectar nuevas plantitas. Como la humedad y la temperatura elevadas son condiciones propicias para el desarrollo del parásito, este se propaga bastante bien en semilleros y almácigos que se hacen en invernaderos en donde hay bastante humedad y la temperatura es superior a 18ºC.

Para evitar y combatir las parasitosis de este hongo se recomienda esterilizar las paredes de los semilleros con fuego; desinfectar los germinadores con sulfato de cobre al 5% antes de colocar la tierra para la siembra; antes de sembrar las semillas, lavarlas con una solución de sulfato de cobre al 1% , pasarlas rápidamente por lechada de cal, y dejarlas secar; aplicar en las plantitas jóvenes ligeras aspersiones con caldo bordelés al 0.5% de sulfato de cobre y cal; quitar y destruir inmediatamente las plantitas atacadas, para que la enfermedad no se propague a otras plantas, y no hacer siembras en lugares muy infectados, sino colocar plantas adultas, que por tener más resistencia no son atacadas por el hongo.

Además de la especie de *Pythium* descrita, se conocen muchas otras que pueden parasitar diversas fanerógamas y ciertas algas de agua dulce. Entre esas especies están: *P. aristrosporum*, en trigo; *P. deliense*, en tabaco; *P. graminicolum*, en cereales; *P. irregulare*, en lino; *P. ultimum*, en alfalfa; *P. gracile*, saprobia en el suelo y parásita de clorofíceas; *P. aphanidermatum*, parásita de plantitas germinadas de remolacha, caña de azúcar, tabaco, papaya y jengibre; *P. palmivorum*, en cocotero, y *P. intermedium*, saprobia en suelos de jardín, y parásita del lino y de los protalos de helechos.

Plasmopara viticola (fam. Peronosporaceae, fig. 103) es un hongo parásito estricto de las vides, especialmente de la cultivada (*Vitis vinifera*), a la que ataca en las hojas, flores y uvas jóvenes y próximas a la madurez, así como en los sarmientos, pero rara vez en las yemas. Ocasiona la enfermedad llamada mildiú o mildeu velloso de la vid.

El micelio, que es muy ramificado, está formado de hifas intercelulares, cenocíticas, hialinas, con protoplasma granuloso y de grosor muy variable, que se adelgazan junto a las paredes de las células hospedantes, y se hinchan en los espacios intercelulares. Las hifas tienen un curso sinuoso, rodean las células del hospedante y, en conjunto, dan el aspecto de un retículo. En ocasiones, algunas hifas del micelio presentan ramificaciones delgadas e irregulares con aspecto coraliforme. En su trayecto, muchas de estas hifas envían haustorios que atraviesan las paredes de las células hospedantes y penetran en las mismas. Dichos haustorios son muy pequeños, no ramificados, globulosos o hemisféricos; su función consiste en absorber sustancias nutritivas de las células parasitadas (fig. 103B).

El micelio se desarrolla profusamente en los órganos jugosos, como en las uvas, en donde puede observarse fácilmente, aun sin coloraciones, bastando para ello disociar la pulpa en agua y añadir un poco de glicerina para la observación con el microscopio. En órganos menos jugosos, como las hojas y los sarmientos, es más difícil su observación, a menos que se logren buenas tinciones.

El desarrollo del micelio se encuentra relativamente limitado, y por lo común está circunscrito a las manchas de infección. En pocos días el micelio vegetativo completa su desarrollo y, si la humedad es elevada y la temperatura supera los 18ºC (la óptima es de 18 a 22ºC), se dispone a realizar la reproducción asexual. En órganos como las uvas, que son muy jugosas y ricas en sustancias nutritivas, a menudo sólo se desarrolla el micelio, sin órganos asexuales de reproducción; en cambio, en las hojas, estos se forman en abundancia. Para ello, en las cámaras subestomáticas situadas en el envés de las hojas, se desarrollan fascículos de hifas fructíferas que al crecer salen por la abertura del estoma u ostíolo, alcanzando dimensiones de 500 a 800 µm. Estas hifas constituyen esporangióforos o conidióforos hialinos, sencillos en su base y ramificados en su extremidad, que sobresalen erectos de los estomas de la epidermis del envés. Las ramas se disponen más o menos en ángulo recto con respecto al eje principal. Algunas de estas ramas, las de la base, tienen ramas secundarias y terciarias, y en las últimas ramitas forman de dos a cuatro (generalmente tres) prolongaciones muy delgadas llamadas **esterigmas**, en cuyas extremidades se forman, por hinchamiento, las estructuras de reproducción asexual llamadas esporangios, conidiosporangios o coni-

dios. El número de estos en cada esporangióforo, desarrollado en buenas condiciones, puede ser de 50 a 200, de manera que en el envés de una hoja muy infectada se pueden originar varios millones de esporangios. Estos son muy pequeños, ovales o piriformes y hialinos (fig. 103C).

Cuando se forman los esporangióforos y salen por el envés de las hojas, sobre estas se notan pequeñas manchas con aspecto de pelusilla o borra blanca, o de moho blanquecino. Al madurar, los conidios se separan fácilmente de los conidióforos y al ser llevados por el viento en grandes cantidades son transportados a sitios muy diversos y a veces lejanos. Muchos de estos conidios mueren en pocas horas si el aire es seco, pero si el ambiente es húmedo se conservan vivos por ocho a diez días. Si caen sobre la superficie de un órgano de la vid capaz de ser parasitado, y si hay humedad, germinan (fig. 103A), para lo cual absorben agua, dividen su núcleo en varias partes y el protoplasma se fragmenta en cinco a ocho pequeñas porciones que corresponden a sendos núcleos. En la membrana del conidiosporangio se abre un poro circular y por él salen protoplastos uninucleados que desarrollan dos flagelos y constituyen zoosporas ovales o piriformes (fig. 103D-E). Estas se desplazan por poco tiempo, toman aspecto globoso, pierden los flagelos, se inmovilizan y segregan una pared delgada. Si los conidiosporangios han germinado sobre las hojas de la vid, las zoosporas se inmovilizan generalmente cerca de los estomas. Después estos elementos globosos emiten una hifa germinativa que entra por el estoma, alcanza las células de la cámara subestomática y comienza de nuevo la formación de un micelio intercelular, completándose así el ciclo asexual.

La reproducción sexual se efectúa en otoño. Los órganos sexuales, oogonios y anteridios, se forman en los tejidos del hospedante, en la extremidad de ciertas hifas. En la formación de los órganos femeninos, la porción terminal de estas hifas se ensancha, se torna globosa y se separa por un tabique del resto de la hifa. Más tarde se desarrolla una oosfera uninucleada, que queda rodeada por un periplasma con varios núcleos que degeneran y mueren. Al mismo tiempo, de la extremidad de otra hifa cercana, se desarrolla un anteridio con varios núcleos, que se tabica en su base y se adosa a la pared del oogonio (fig. 103G-H). El anteridio envía un tubo de fertilización que atraviesa la pared del oogonio y el periplasma, y llega a la oosfera. Un núcleo del anteridio emigra hasta la oosfera y la fecunda, formándose un cigoto que pronto se cubre de una pared gruesa, resistente, amarillenta y lisa, o, según diversos autores, provista a veces de crestas o relieves, transformándose en una oospora (fig. 103I-J).

A fines del otoño, cuando las hojas caen al suelo y se descomponen, las oosporas que van con ellas quedan libres y son repartidas por diversos agentes. En ocasiones las hojas no se desintegran completamente y las oosporas quedan dentro de ellas. Dichas oosporas son muy resistentes a las condiciones desfavorables del medio y aun durante el invierno, las heladas, las escarchas y la nieve no destruyen su poder germinativo. Si animales herbívoros comen las hojas con oosporas, estas pasan por el canal digestivo sin ser dañadas por la acción de los fermentos y son expulsadas intactas en las heces.

Las oosporas permanecen en estado de latencia, y en la primavera siguiente, cuando hay condiciones propicias y suficiente humedad, dividen su núcleo en 50 o más núcleos y germinan produciendo cada uno un tubo germinativo que, después de crecer un poco, se hincha en su extremo; hacia este migra el protoplasma con los núcleos, que se separa del resto de la hifa por un septo para constituir un zoosporangio. Al madurar las numerosas zoosporas generadas en el zoosporangio escapan por un poro que se forma en el ápice del mismo (fig. 103K-L).

Si las oosporas han quedado dentro de las hojas de vid muertas, los tubos de germinación crecen a través de los estomas de dichas hojas y producen zoosporangios en el exterior. Cuando las oosporas, al ser diseminadas por diversos agentes, caen sobre las vides, germinan *in situ* y las zoosporas producidas llevan a cabo la infección de las plantas de la manera ya descrita en la fase de reproducción asexual de este hongo. Si las oosporas germinan en el suelo, las zoosporas producidas pueden alcanzar los sarmientos desplazándose en el agua del suelo, o ser transportadas por insectos hasta la superficie de las plantas, después de pasar varias veces por un período de enquistamiento (fig. 103L-M, A).

La enfermedad que causa *P. viticola* se manifiesta en diversas formas según el órgano atacado. En las hojas, las primeras manifestaciones aparecen como áreas amarillentas ("manchas de aceite"), irregulares y translúcidas, que corresponden a los sitios donde las células internas han perdido la clorofila. Después, sobre esas manchas, aparecen en el envés de las hojas formaciones afelpadas o algodonosas blanquecinas que son los esporangióforos que han salido de los estomas. Al frotar con 12 mano estos crecimientos externos del hongo, se aprecia un olor más o menos marcado a sardinas podridas. Posteriormente, las manchas se tornan rojizas, las hojas se doblan en sus bordes y se secan el pecíolo se desarticula y las hojas se caen, ocasionando una notable decadencia en la planta.

En las flores, sobre las corolas y los pedúnculos, aparece un moho blanquecino, y pronto estos órganos ennegrecen, se secan rápidamente y caen al soplo del viento o al más mínimo contacto. En las uvas se producen alteraciones que se denominan podredumbre gris y podredumbre parda. La primera, que produjo grandes daños en Francia e Italia en los años 1884-1886 y 1891 se manifiesta con una coloración grisácea del hollejo de las uvas, su pulpa ennegrece, y luego los frutos se secan y arrugan. La podredumbre parda, frecuente en las uvas poco antes de madurar, aparece como una mancha rojiza en la superficie, que pronto se extiende hasta que todo el hollejo de la uva toma un color rojo oscuro; al mismo tiempo la pulpa ennegrece y por último los frutos se secan. En uno u otro caso, debido a que los frutos se endurecen, algunos autores indican que se "momifican" o que en ellos se origina la llamada podredumbre seca.

En los sarmientos jóvenes se pueden formar man-

Figura 101. Ciclo de vida de *Saprolegnia parasitica* (Oomycetes).

A-H. Fase de reproducción asexual, diploide, en la cual las hifas somáticas desarrolladas en el sustrato producen esporangios que liberan zoosporas piriformes; estas se enquistan y al germinar liberan zoosporas reniformes que también se enquistan. Al germinar los últimos quistes se forman las hifas somáticas, las cuales también pueden reproducirse por medio de yemas. **I-N.** Fase de reproducción sexual, que involucra la formación de oogonios y anteridios diploides, los cuales sufren meiosis antes de vincularse. La fertilización de las oosferas, haploides, se lleva a cabo por medio de núcleos gaméticos, haploides, que pasan a través de tubos emitidos por los anteridios y que penetran la pared de los oogonios. Las oosferas fertilizadas originan a las oosporas, diploides, las cuales son liberadas de los oogonios desintegrados y germinan para formar las hifas somáticas diploides.

Figura 102. Ciclo de vida de *Phytophthora infestans* (Oomycetes).

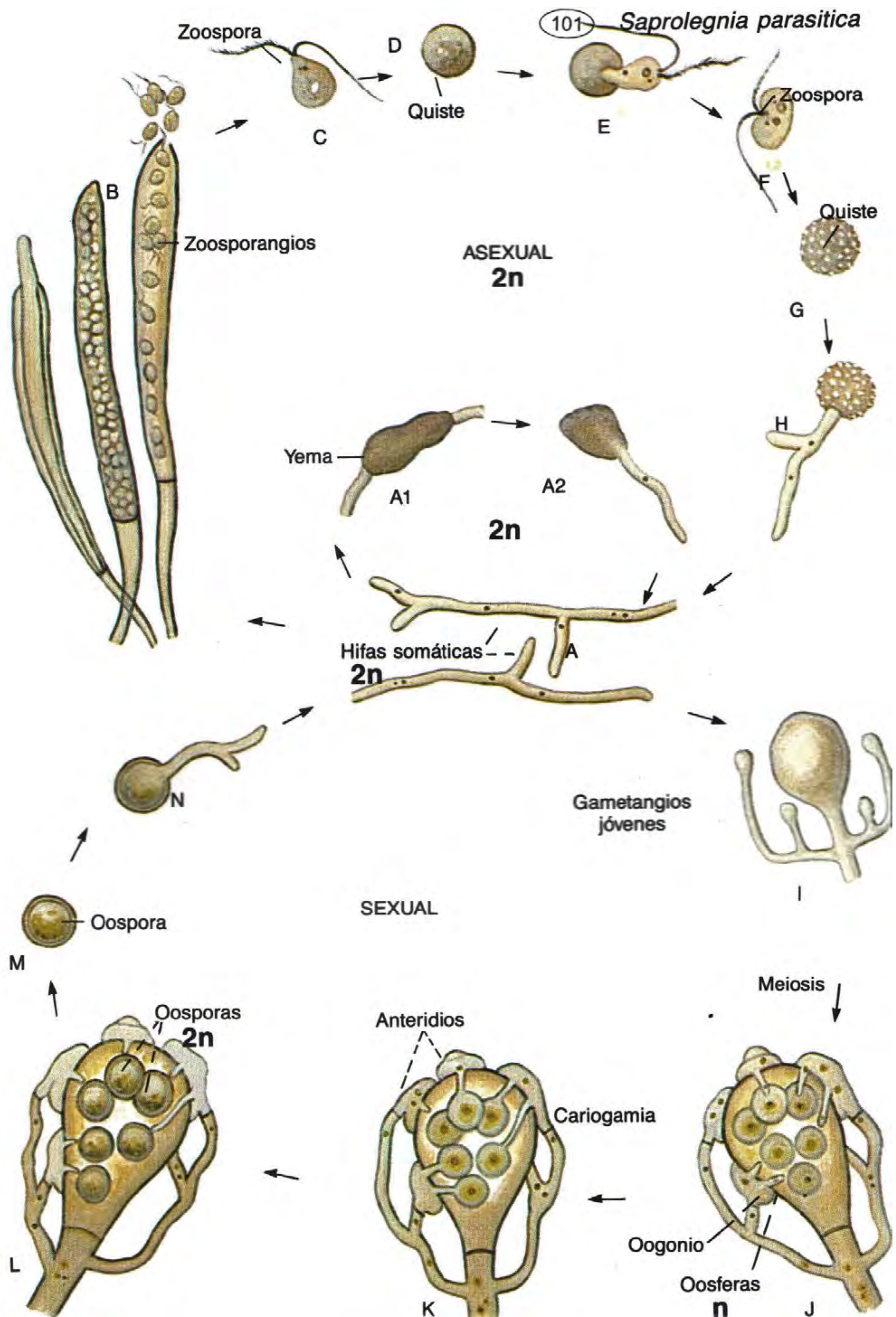
A-G. Fase de reproducción asexual, diploide, en la cual el micelio vegetativo desarrollado dentro de la planta hospedera produce esporangióforos que emergen de los estomas. Los esporangios, formados en los esporangióforos, son deciduos y germinan directamente para formar un tubo germinal (no ilustrado) o germinan liberando zoosporas; las zoosporas se enquistan y al germinar sobre el hospedero forman apresorios y penetran desarrollando el micelio vegetativo. **H-O.** La fase de reproducción sexual comprende la formación de oogonios y anteridios diploides. La hifa oogonial crece a través del anteridio y la meiosis ocurre en ambos órganos sexuales. A partir del anteridio se desarrolla un tubo de fertilización y un núcleo masculino haploide pasa a través de dicho tubo para fertilizar al núcleo femenino haploide y constituir la oospora diploide; la oospora, al quedar libre del oogonio, germina produciendo usualmente un esporangio. Las zoosporas liberadas de este esporangio continúan el ciclo de infección.

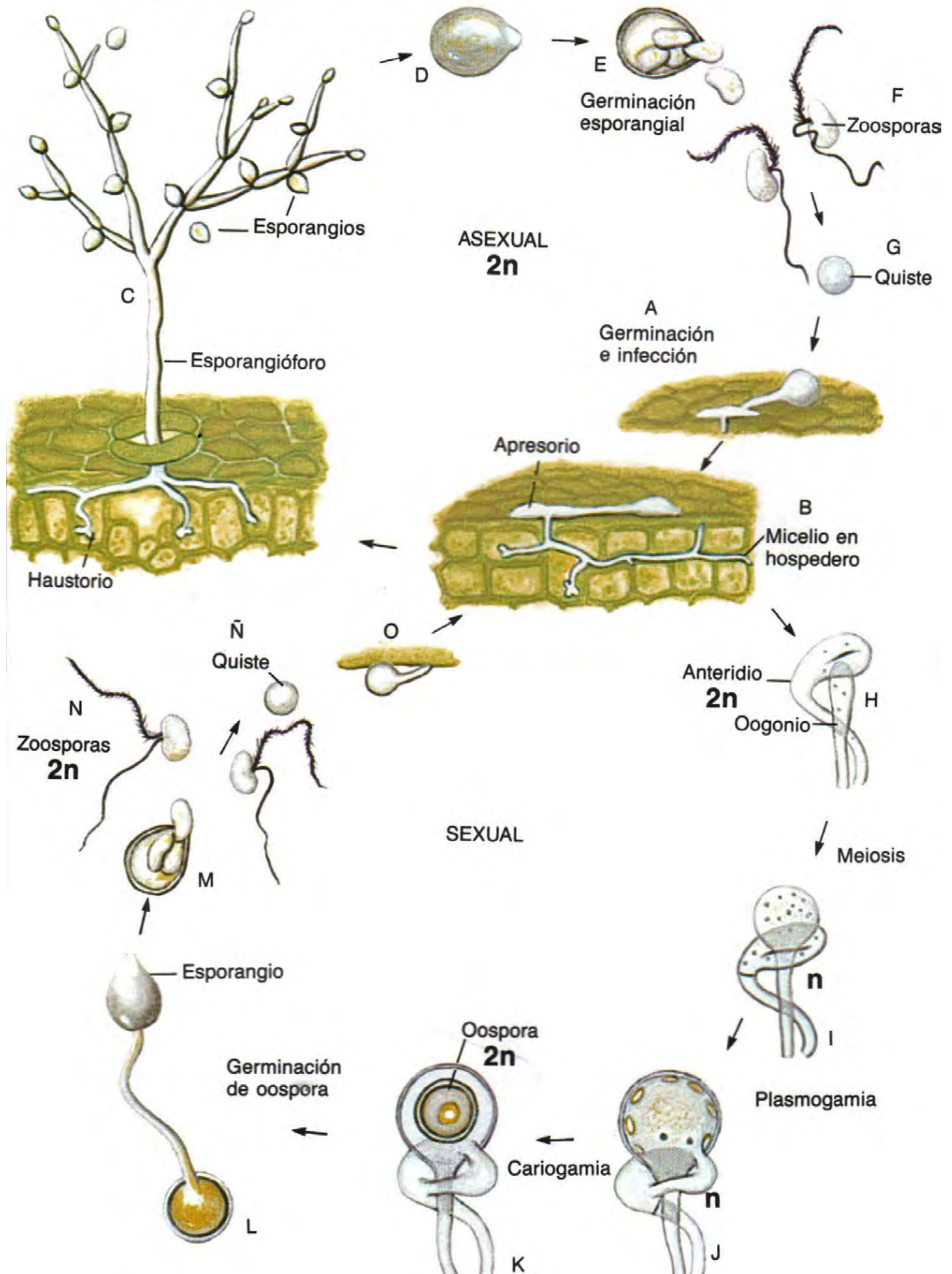
Figura 103. Ciclo de vida de *Plasmopara viticola* (Oomycetes).

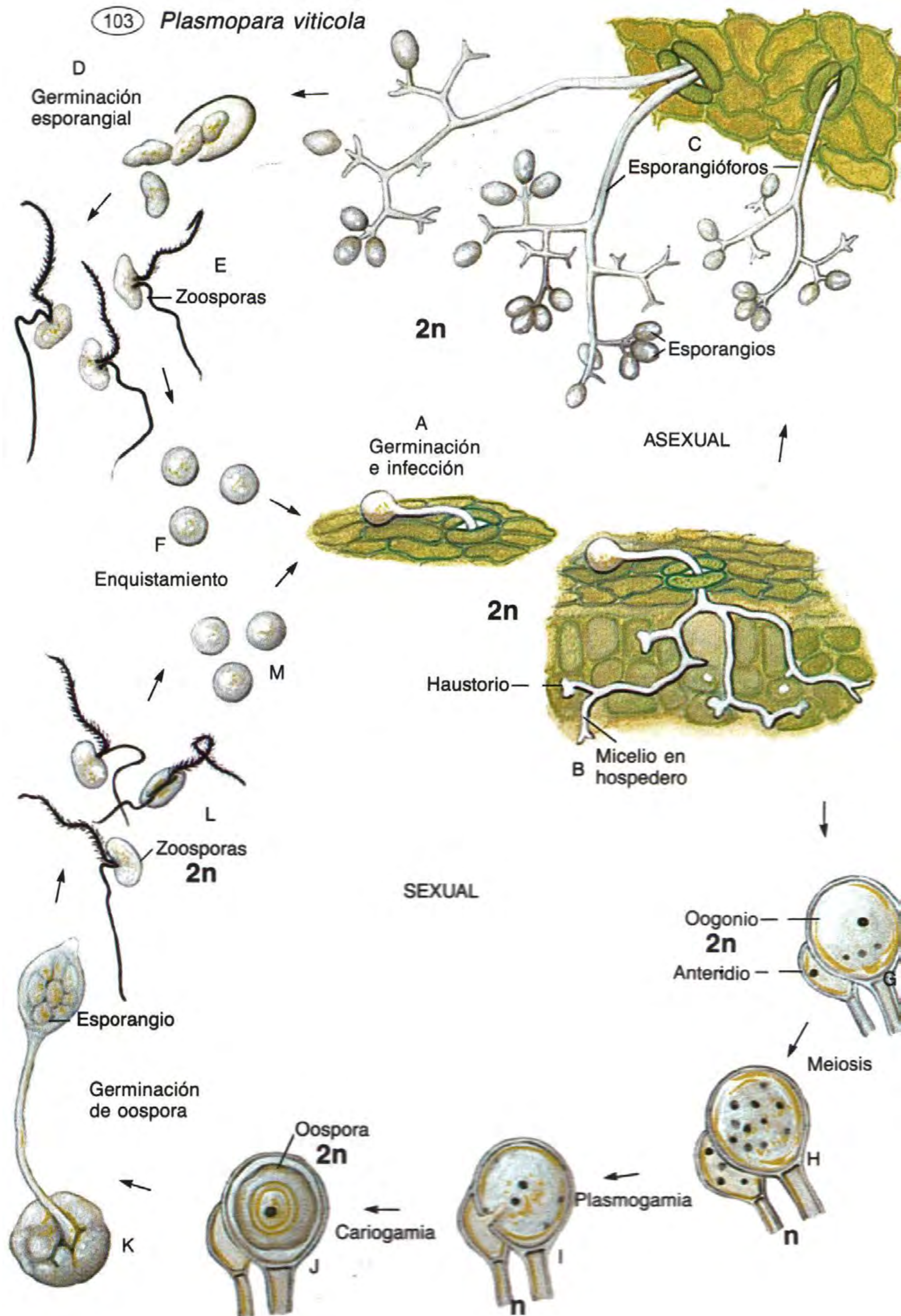
A-F. Fase de reproducción asexual, diploide, en la cual el micelio vegetativo desarrollado dentro de la planta hospedera produce esporangióforos que emergen a través de los estomas. Los esporangios, formados en los esporangióforos, son deciduos y al germinar Liberan zoosporas; estas se enquistan sobre el hospedero y al germinar producen hifas infectivas que penetran por los estomas para desarrollarse en el micelio vegetativo. **G-M.** En la fase de reproducción sexual se forman oogonios y anteridios diploides, los cuales sufren meiosis antes de copularse. Un núcleo sexual masculino, haploide, migra a través de un tubo de fertilización emitido por el anteridio y se fusiona con un núcleo sexual femenino, también haploide, dentro del oogonio; la oospora resultante es diploide y al quedar liberada del oogonio germina produciendo un esporangio con zoosporas, las cuales continúan el ciclo de infección.

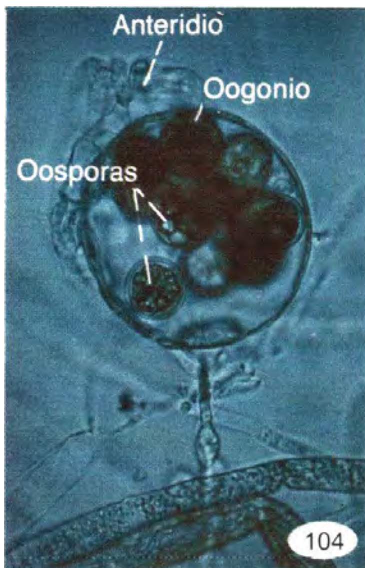
Figuras 104-112. Oomycetes.

104. Anteridio y oogonio, este último con oosporas, de *Achlya americana*, x 300. **105.** Esporangios de *Saprolegnia parasitica* en una mosca muerta, x 7. **106.** Esporangio con zoosporas de *S. parasitica*, x 320. **107.** Esporangio con proliferación intraesporangial (flecha) de *S. parasitica*, x 320. **108.** Oogonio con oosferas de *Saprolegnia* sp., x 500. **109.** Anteridios y oogonio, este último con oosferas, de *Saprolegnia* sp., x 500. **110.** Anteridio y oogonio, este último con una oospora, de *Phytophthora capsici*, x 750. **111.** Esporangios de *Albugo candida* bajo la epidermis de la hoja del hospedero, x 150. **112.** Oosporas de *Albugo candida* dentro de las células del hospedero, x 760.


101
Saprolegnia parasitica
Zoospora
D
Quiste
C
E
Zoospora
F
Quiste
G
B
Zoosporangios
ASEXUAL
2n
H
Yema
A1
A2
2n
Hifas somáticas
A
2n
N
Gametangios
jóvenes
I
SEXUAL
Oospora
M
Meiosis
Oosporas
2n
Anteridios
Cariogamia
Oogonio
Oosferas
n
L
K
J

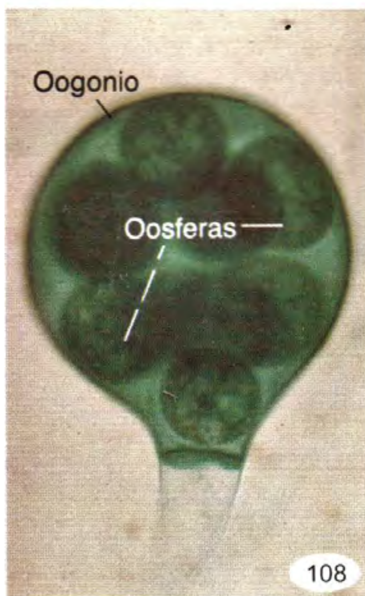

102 Phytophthora infestans
D
E
Germinación esporangial
F
Zoosporas
G
Quiste
Esporangios
ASEXUAL
2n
C
A
Germinación e infección
Esporangióforo
Apresorio
B
Micelio en hospedero
Haustorio
Ñ
Quiste
O
Anteridio
2n
H
Oogonio
N
Zoosporas
2n
SEXUAL
Meiosis
M
Esporangio
n
I
Oospora
2n
Germinación de oospora
Plasmogamia
Cariogamia
n
L
K
J

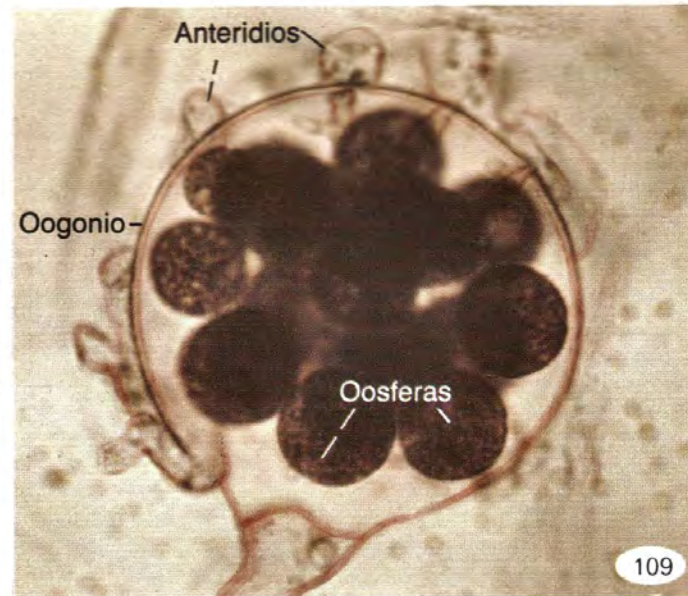

103 Plasmopara viticola
D
Germinación
esporangial
C
Esporangióforos
E
Zoosporas
2n
Esporangios
A
Germinación
e infección
ASEXUAL
F
Enquistamiento
2n
M
Haustorio
B
Micelio en
hospedero
L
Zoosporas
2n
SEXUAL
Oogonio
2n
Anteridio
G
Meiosis
Esporangio
Germinación
de oospora
Oospora
2n
H
Plasmogamia
Cariogamia
K
J
I
n
n


Anteridio
Oogonio
Oosporas
104

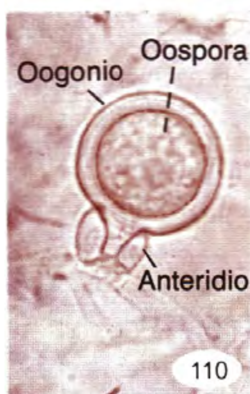

Esporangios
105


106

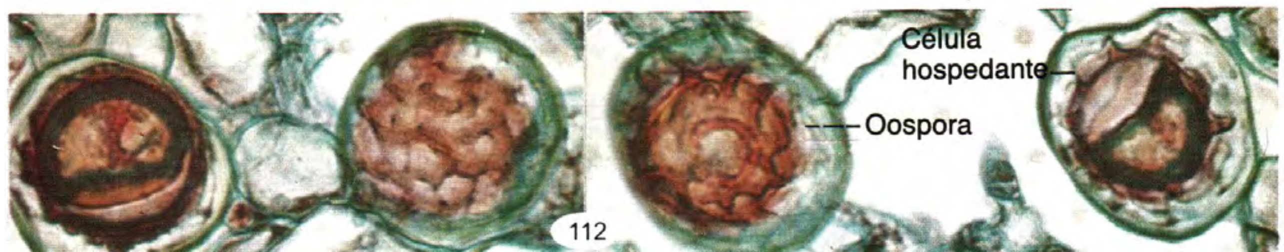

Oogonio
Oosferas
108


Anteridios
Oogonio
Oosferas
109


107


Oospora
Oogonio
Anteridio
110


Epidermis
Esporangios
Tejido hospedante
111


Célula
hospedante
Oospora
112

chas pardo-rojizas que luego ennegrecen e interesan la corteza y el cilindro central. Estos órganos pierden su elasticidad, se tornan frágiles, quedan pequeños y delgados, y terminan por secarse.

P. viticola es un hongo originario de Norteamérica, en donde se conoció desde 1834, por las observaciones de Schweinitz, como parásito de las vides silvestres, en las que no causa graves trastornos. Lentamente se adaptó a vivir en las vides cultivadas, y alrededor de 1860 ya se tuvieron noticias de los daños originados por el parásito en los Estados Unidos de Norteamérica. En 1867, Mead hizo una relación de los estragos que producía la enfermedad, sobre todo en los viñedos de las regiones cálidas y húmedas del citado país, llegando en algunos casos a perderse el 75% de la cosecha. Sin embargo, los daños no llegaron a ser tan grandes como los que pocos años después se originaron en Europa.

En 1873, Cornu, en la Academia de Ciencias de París, llamaba la atención sobre este hongo, que en Estados Unidos causaba grandes daños, e indicó el grave peligro para la viticultura europea, si el parásito pasaba el Océano Atlántico. Sus predicciones se cumplieron, y en 1878 Planchon encontró el hongo por primera vez en Europa, en las hojas de vides francesas. Actualmente el mildiú velloso se encuentra en casi todos los viñedos del mundo.

Según De Bary y Cornu, el hongo llegó a Francia por la introducción de plantas infectadas procedentes de Estados Unidos. Allá encontró un medio propicio, sobre todo en épocas húmedas y cálidas, y la parasitosis se desarrolló en forma alarmante, ocasionando tremendas epifitias que llegaron a destruir completamente los viñedos. En poco tiempo se difundió por el sur de Francia y el norte de Italia, y en 1882 ya se encontraba en Suiza, Alemania, España, Turquía, Rusia y aun en África y Asia Menor. Especialmente en Francia la parasitosis fue tan intensa, que su industria vinícola estaba condenada a desaparecer, pues no se conocía la manera de atacar la enfermedad.

Con relación a la historia de este parásito, interesa comentar que Millardet, profesor de la Universidad de Burdeos, descubrió el valor fungicida de los compuestos de cobre para el mildiú de la vid, aunque Prévost, desde principios del siglo XIX, y Raulin, en la segunda mitad del mismo siglo, también en Francia, ya habían descubierto el poder fungicida del cobre y, en general, de varios metales pesados, sobre otros mohos. No obstante, Millardet tiene el mérito de haber establecido las bases para la protección de la vid y, posteriormente, de otras plantas cultivadas, contra diversas enfermedades fúngicas, mediante la aplicación, por aspersión, del caldo bordelés o mezcla de Burdeos (Bordeaux). Este fungicida es muy eficaz, sobre todo si es aplicado en los viñedos antes de que las esporas del parásito maduren, se dispersen y sean abundantes en el aire.

El descubrimiento del caldo bordelés fue accidental; se logró cuando Millardet hizo la observación de que las vides situadas en la orilla de cierto viñedo de Burdeos estaban más sanas que las situadas hacia el centro del mismo, por haber sido regadas, las primeras, con una sustancia venenosa. Esto despertó su curiosidad y sus indagaciones lo llevaron a saber que el propietario del viñedo había regado las vides situadas a lo largo de la senda, destinada al tránsito público de la ciudad, con una solución de sulfato de cobre y cal para impedir que la gente extraña que pasaba a un lado del viñedo se comiera las uvas. Millardet partió de este conocimiento para elaborar el caldo bordelés, el primer fungicida que se usó para atacar el mildiú de la vid y lograr el control de esta enfermedad, con el consiguiente beneficio económico para los viticultores y para los países donde se cultiva e industrializa la vid.

La fórmula primitiva del caldo bordelés preparado por Millardet es la siguiente: sulfato de cobre, 8 kg; cal viva, 15 kg; agua, 130 litros. En vista de que esta preparación resultó costosa, debido a las proporciones exageradas de sulfato de cobre y cal, el mismo Millardet redujo los ingredientes en la siguiente forma: sulfato de cobre, 2 kg; cal viva, 1 kg; agua, 100 litros. En Italia, una de las fórmulas más usadas por los viticultores es la propuesta por Cuboni: sulfato de cobre, 1 kg; cal apagada, 1 kg; agua, 100 litros.

Al hacer la preparación, es necesario diluir aparte el sulfato de cobre y la cal apagada, y después vaciar siempre la lechada de cal, lentamente y removiendo, en la solución de sulfato de cobre; no debe hacerse al contrario, porque perjudica la buena constitución del caldo. La cal neutraliza la acidez de la solución cúprica y evita que la última provoque graves lesiones en las hojas. Además del caldo bordelés, en la actualidad se conocen muchas otras soluciones cuya base es el sulfato de cobre u otros compuestos cúpricos, que pueden utilizarse con resultados similares o con alguna ventaja sobre el caldo bordelés.

Otras especies del género *Plasmopara* son las siguientes:

P. nivea es importante porque ocasiona la enfermedad llamada mildiú de las umbelíferas, frecuente en ciertas plantas de esta familia, algunas silvestres y otras cultivadas, como la zanahoria (*Daucus carota*), la chirivía (*Pestinaca sativa*), el perejil (*Petroselinum sativum*), el anís (*Pimpinella anissum*), el perifollo (*Anthriscus cerefolium*) y otras más, en las que produce a veces daños muy notables. Las hojas parasitadas muestran una ligera decoloración en algunos sitios del haz; luego se originan manchas amarillentas que se tornan pardas, las hojas se arrugan y terminan por secarse.

La parasitosis se combate con dosis ligeras de caldo bordelés, que debe usarse sólo en plantas de las que no se come la parte aérea, como la zanahoria, pues en otras como el perejil y el perifollo no es conveniente usar los compuestos cúpricos, a menos que se laven con agua cuidadosamente antes de utilizarlas como condimento. También es conveniente destruir las plantas enfermas, y en caso de que las infecciones sean muy frecuentes en un lugar, se aconseja cambiar de cultivo por algún tiempo, sustituyendo las umbelíferas por otras plantas.

P. halstedii parasita plantas de los géneros *Helianthus* (girasol), *Ambrosia* y *Bidens*, entre otros, de la familia de las compuestas. *P. geranii* ataca plantas silvestres del género *Geranium* (geranios), de las geraniáceas. *P. ribicola* infecta plantas del género *Ribes*

(grosellero), de las saxifragáceas.

Sclerospora (fam. Peronosporaceae) tiene sus esporangióforos formados por una larga y robusta hifa con muchas ramas erectas en la parte superior, en cuyos extremos se producen los esporangios. La pared de la oospora se une íntimamente con la del oogonio. La mayoría de las especies son parásitas de gramíneas. La especie típica es *S. graminicola*, que ocasiona la enfermedad llamada por algunos autores mildiú del mijo (*Milium nigricans*) y del panizo (*Setaria italica*). Esta última especie se cultiva en varios lugares de Europa, donde se le conoce como mijo mayor. Las hojas atacadas se marchitan y secan, y las espigas con frecuencia se deforman. Los mijos cultivados, así como muchos silvestres, son dañados. La enfermedad es de amplia distribución y, aunque en muchos casos no produce graves trastornos, en otras ocasiones las pérdidas son muy considerables, especialmente en países asiáticos donde los mijos constituyen un importante cereal de cultivo. En esta especie se forman pocos esporangios y gran número de oosporas; a menudo estas contaminan los granos de las plantas. Este hongo ha sido reportado en la India, en Filipinas y en otros países, como parásito del maíz, del teosinte (*Euchlaena mexicana*), de la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) y del sorgo (*Sorghum vulgare*). Un buen método para evitar la enfermedad consiste en tratar los granos infectados con soluciones de formol y de ácido sulfúrico, y con sustancias mercuriales.

Otra especie del mismo género, *S. macrospora*, produce el mildiú del trigo. enfermedad descubierta en este cereal desde 1874 en Italia, y después en varios lugares de Europa sobre maíz, avena y arroz; posteriormente apareció en el trigo de Estados Unidos y en el arroz del Japón. En los órganos parasitados se forman manchas negras, las espigas se deforman y el raquis se retuerce e hipertrofia. La enfermedad se manifiesta con intensidad y causa grandes daños durante las inundaciones de los campos de cultivo. Para evitar la parasitosis se aconseja no sembrar cerca de los ríos que puedan provocar inundaciones, quemar los rastrojos con objeto de destruir las oosporas del hongo, poner cal viva en los terrenos para evitar la germinación de estas, y en terrenos muy infectados efectuar rotación de cultivos.

S. philippinensis y *S. spontanea* se han encontrado en Filipinas parasitando la caña de azúcar, el sorgo, el maíz y otras especies relacionadas (*Euchlaena luxurians*), entre otras gramíneas. En estas especies hay abundancia de esporangios y ausencia de oosporas; los esporangios germinan directamente sin formar zoosporas.

Como no es posible tratar de todas las especies de este género, a continuación sólo se citan algunas de ellas y los hospedantes más importantes de las mismas: *Sclerospora sacchari*, en maíz y caña de azúcar; *S. maydis*, en maíz y teosinte; *S. sorghi*, en maíz y teosinte; *S. indica*, en maíz; *S. oryzae*, en arroz, y *S. magnusiana*, en especies de equisetos o “colas de caballo” (*Equisetum*).

Basidiophora (fam. Peronosporaceae) tiene esporangióforos con aspecto de clava, con su extremidad ensanchada (cabezuela) y productora de delgados y pequeños esterigmas, sobre los que están los esporangios; estos germinan formando zoosporas. Se conocen dos especies de Norteamérica, *B. entospora* y *B. kellermanii*, parásitas de plantas silvestres de la familia de las compuestas.

Peronospora (fam. Peronosporaceae) se caracteriza por sus esporangióforos ramificados dicotómicamente en ángulos agudos y con las ramas terminadas en prolongaciones curvas y puntiagudas, en donde nacen los esporangios; estos germinan directamente y no forman zoosporas. Es el género más diferenciado y con mayor número de especies del orden Peronosporales (se han considerado hasta 142 especies). Entre las especies más importantes de este género están las siguientes:

P. parasitica (=*P. brassicae*) ocasiona la enfermedad llamada mildiú de las crucíferas, entre otras: col (*Brassica oleracea*), nabo (*B. napus*), mostaza (*B. nigra*), rábano (*Raphanus sativus*) y alhelí (*Cheiranthus cheiri*). En las plantas adultas no produce daños de consideración, pero sí en las plantitas jóvenes de los almácigos, cuyas hojas se deforman, secan, mueren y caen. En las coles se originan hipertrofias parecidas a las que produce *Albugo candida*. Para combatir la enfermedad son muy eficaces las aspersiones de caldo bordelés en plantitas recién germinadas y después del trasplante.

P. trifoliorum produce el mildiú o moho del trébol (varias especies de *Trifolium*). Con frecuencia también parasita otras leguminosas forrajeras, como la alfalfa (*Medicago sativa*), el meliloto (*Melilotus officinalis* y *M. indica*) y otras especies. El hongo produce manchas amarillentas en el haz de las hojas, y grisáceas en el envés. Los cultivos muy infectados se reconocen a distancia porque muestran un color grisáceo amarillento. Las hojas atacadas se deforman, doblan, marchitan, secan y caen prematuramente, quedando los tallos con pocas hojas, por lo que el crecimiento de la planta es deficiente. Parece ser que la única forma de combatir la parasitosis, cuando ya se ha manifestado, consiste en anticipar el corte de los cultivos, y establecer estos en lugares altos y bien asoleados. También es recomendable evitar que las plantas se sequen en los terrenos, pues estos quedan infestados por las oosporas.

P. viciae ocasiona el mildiú de las lentejas y de los guisantes. Es parásito frecuente en lentejas (*Lens esculenta*), haba (*Vicia faba*) y guisante o chícharo (*Pisum sativum*). Aparecen manchas amarillentas en las hojas, las que a veces se deforman, se secan y caen La enfermedad es perjudicial en raras ocasiones. Para combatirla se aconseja hacer aspersiones con caldo bordelés antes y después de la floración. extirpar las plantas parasitadas y quemar las plantas (rastrojo) después de la cosecha.

P. nicotinae causa el mildiú del tabaco (*Nicotiana tabacum*), y los daños que ocasiona en los almácigos son considerables. En las hojas aparecen manchas, se secan y las plantitas mueren. Para evitar la enfermedad es conveniente esterilizar con vapor la tierra en donde se van a efectuar los almácigos, y si el hongo aparece en estos, es conveniente utilizar fungicidas como el benzol y el paradiclorobenzol.

P. tabacina es una especie muy afín a la anterior. Fue encontrada por primera vez en Australia, en donde parasita especies cultivadas y silvestres de *Nicotiana*. En 1921 la parasitosis apareció en los Estados Unidos y se extendió en los lugares donde había tabaco cultivado. Causa pérdidas graves, especialmente en los almácigos. Se combate de la misma manera que la especie anterior.

P. schachtii provoca el mildiú o añublo de la remolacha (*Beta vulgaris*), a la que ocasiona graves daños en las hojas, las cuales se marchitan y secan. La parasitosis se extiende rápidamente en los cultivos y sus estragos son considerables. El caldo bordelés da buenos resultados en el combate de esta enfermedad, pero también es conveniente extirpar y destruir las hojas atacadas y, en ocasiones, suspender el cultivo por algún tiempo, sembrando otros tipos de plantas que no sean atacadas.

P. sparsa ocasiona el mildiú de los rosales, enfermedad observada por primera vez en Inglaterra por Berkeley en 1862, en invernaderos. Posteriormente se encontró en diversos lugares de Europa. Provoca severos daños en las hojas, donde aparecen manchas pardas; los botones florales se cuelgan, y las plantas llegan a secarse. La enfermedad se combate con caldo bordelés, podando los rosales y destruyendo las partes infectadas.

P. spinaciae causa el mildiú de la espinaca (*Spinacia oleracea*). Aparecen manchas amarillas en las hojas, las cuales se arrugan, deforman, secan y mueren. La enfermedad se combate destruyendo las hojas infectadas y aplicando caldo bordelés, pero teniendo cuidado de que la hojas tratadas con este sean bien lavadas antes de ser consumidas como alimento.

P. arborescens provoca el mildiú de la adormidera, que es común en diversas especies silvestres y cultivadas del género *Papaver*, especialmente en la adormidera (*P. somniferum*) y la amapola (*P. rhoeas*). Los daños son graves en plantas jóvenes y adultas; se producen deformaciones en inflorescencia y hojas, y estas se tornan gruesas, carnosas, amarillas y se secan. El empleo del caldo bordelés y la extirpación de las plantas enfermas son remedios eficaces.

P. schleidenii origina el mildiú o moho de la cebolla, enfermedad frecuente en América y Europa, que llega a dañar la cebolla (*Allium cepa*) y el ajo (*A. sativum*), sobre todo en sitios húmedos durante la primavera. Las hojas y tallos se marchitan, toman un color amarillento y terminan por secarse, impidiendo el desarrollo del bulbo, y las plantas no llegan a florecer. Algunos buenos métodos de combate para esta parasitosis son la extirpación y destrucción de las hojas infectadas y el empleo del caldo bordelés, pero como este es poco adherente a las hojas de las citadas plantas, debe usarse el caldo mezclado con un azúcar o caseína, que lo hacen adherente. Asimismo es conveniente quemar el rastrojo y hacer rotación de cultivos.

P. potentillas es el agente causal del mildiú de la fresa. Ataca los fresales silvestres y a veces los cultivados (diversas especies de *Fragaria*), y otras rosáceas como las de los géneros *Potentilla* (potentila) y *Rubus* (zarzamora), en las que a veces ocasiona serios daños. Se combate con caldo bordelés.

P. manshurica produce el mildiú del frijol soya (*Glycine max*). La parasitosis está confinada a las regiones de clima relativamente frío. Las hojas y frutos sufren clorosis, en forma de manchas que se vuelven amarillentas y pardas. La mejor manera de prevenir la enfermedad es recurrir a variedades resistentes de plantas.

Pseudoperonospora (=*Peronoplasmopara*, fam. Peronosporaceae) es un género que, como lo indica su nombre, tiene caracteres intermediarios entre *Peronospora* y *Plasmopara*, de los cuales no es fácil distinguirlo. Una de las especies más típicas de este género es *P. cubensis*, que causa la enfermedad llamada mildiú de las cucurbitáceas, originaria de Cuba, donde el parásito fue encontrado desde 1868 en diversas cucurbitáceas silvestres. Posteriormente se extendió por Norteamérica, Europa y Japón, atacando la sandía (*Citrullus vulgaris*), la calabaza (*Cucurbita pepo*), el melón (*Cucumis melo*) y otras cucurbitáceas. En los zarcillos y en las hojas, se forman manchas que luego se marchitan y secan. Los frutos no crecen, maduran deficientemente y tienen pocos productos azucarados. Los daños en los cultivos llegan a veces a ser considerables. La parasitosis se combate con caldo bordelés, al que se le adiciona melaza o azúcar para hacerlo adherente en las hojas vellosas de las plantas. Da buen resultado el caldo bordelés con permanganato de potasio al 1 por 1 000. También es conveniente quitar y quemar las plantas atacadas y, si la infección resulta frecuente, se debe suspender el cultivo de estas plantas por algunos años.

P. cannabina provoca el mildiú del cáñamo (*Cannabis sativa*). La enfermedad ocasionada por este hongo fue descubierta en Europa en la segunda mitad del siglo XIX. La infección sólo se presenta en algunos lugares como endémica. No se han ensayado métodos especiales de lucha contra esta parasitosis, debido a su poca importancia, pero puede recurrirse al caldo bordelés.

Muy parecida a la especie anterior es *P. humuli*, que origina el mildiú del lúpulo (*Humulus lupulus*).

Bremia (fam. Peronosporaceae) presenta esporangióforos parecidos a los de *Peronospora*, con la diferencia esencial de que las ramas terminan en una especie de disco o platillo provisto de cuatro esterigmas situados en lo borde de dicho disco, y en los cuales están los esporangios. La especie más conocida es *B. lactucae*, que ocasiona el mildiú de la lechuga (*Lactuca sativa*), enfermedad que llega a ocasionar graves daños, especialmente en los invernaderos, donde la temperatura y la humedad son elevadas. Las plantas atacadas entran en putrefacción con cierta rapidez. También son infectadas las alcachofas (*Cynara scolymus*), los cardos (*Cirsium*) y otras compuestas silvestres, como las de los géneros *Sonchus*, *Hieracium* y *Senecio*. Para combatir la infección son efectivas las aspersiones preventivas en plantitas jóvenes y la quema de los residuos de los cultivos.

Albugo candida (fam. Albuginaceae, figs. 111-112). Este hongo, que en una época se llamó *Cystopus candidus*, produce la enfermedad llamada roya blanca de las crucíferas; parasita varias plantas de esta familia, especialmente las siguientes: col, rábano, mostaza,

nabo, alhelí y otras más. El parásito puede infectar tallos, hojas, flores y frutos y, en raras ocasiones, raíces. La infección se efectúa especialmente en plantas jóvenes, cuando los esporangios o conidiosporangios, y también oosporas procedentes de una parasitosis anterior, caen sobre la superficie de alguno de los órganos citados. Los esporangios y oosporas germinan dando lugar a varias zoosporas reniformes, con dos flagelos laterales, que se desplazan sobre la epidermis y luego se enquistan; estos quistes pronto germinan y emiten una hifa que alcanza un estoma, penetran por el ostíolo y, ya en los tejidos internos, a partir de esa hifa se desarrolla un abundante micelio intercelular con numerosas hifas cenocíticas y muy ramificadas. A partir de estas hifas derivan pequeñas ramas que penetran a través de las paredes celulares y desarrollan haustorios globulosos que absorben las sustancias nutritivas que alimentan el micelio. Cuando el micelio alcanza cierta madurez, en varios sitios debajo de la epidermis se producen densos grupos de hifas en forma de clava, que son los esporangióforos. En la extremidad de cada esporangióforo se forman, por constricciones sucesivas, varios esporangios (conidiosporangios) multinucleados, unos a continuación de otros formando cadenitas basípetas. A medida que los esporangios maduran se desprenden de las cadenitas y quedan libres en el espacio entre la epidermis del hospedante y los esporangióforos. La acumulación sucesiva de los esporangios presiona la epidermis que se levanta y llega a romperse (fig. 111); en este momento lo esporangios quedan en la superficie de la epidermis y constituyen las placas o costras harinosas blanquizcas que se notan en los órganos infectados. Si estos esporangios, llevados por el viento, el agua o los insectos, caen en otra planta susceptible, germinan si las condiciones son propicias. La germinación se efectúa generalmente por formación de zoosporas, que al madurar se escapan y siguen el proceso ya indicado en la parasitosis.

La reproducción sexual, en sus rasgos esenciales, es muy semejante a la descrita en *Pythium debaryanum*. En la extremidad de ciertas hifas se forman los órganos sexuales, próximos unos a los otros. Los oogonios son globosos y en su interior, al madurar, encierran una oosfera uninucleada, rodeada de un periplasma multinucleado. Los anteridios, un poco alargados, tienen al principio varios núcleos, pero al madurar sólo queda uno. El anteridio se pone en contacto con el oogonio, introduce en él un tubo de fecundación que llega hasta la oosfera y a través del mismo se desplaza el núcleo masculino que establece contacto con el núcleo femenino, efectuándose la fecundación. El cigoto diploide se transforma en una oospora, que se rodea de una pared gruesa y rugosa, y entra en vida latente durante todo el invierno (fig. 112). Al llegar la primavera siguiente, si la oospora cae sobre una planta hospedante y existen condiciones propicias, germina formando numerosas zoosporas; la pared de la oospora se rompe y aquellas se escapan envueltas en una vesícula, que pronto se desintegra y deja libres las zoosporas; estas, siguiendo el proceso ya anotado, dan lugar a nuevas infecciones.

El hongo ocasiona daños especialmente en las plantas jóvenes; en las adultas los perjuicios no son graves. La enfermedad se manifiesta, en los órganos atacados, por pequeñas pustulitas o ampollas que levantan la epidermis, terminan por romperla y dejan escapar una masa pulverulenta blanquizca, que son los esporangios. Los órganos atacados se hipertrofian y sufren deformaciones características; los frutos, también deformados, llegan a quedar estériles.

Para combatir la enfermedad se aconseja regar con caldo bordelés la tierra en donde van a efectuarse los almácigos, con objeto de destruir los esporangios y las oosporas que allí puedan existir; asperjar las plantitas con caldo bordelés, ya que en este estado son más susceptibles al ataque por el hongo; rotar los cultivos en terrenos muy infestados, sembrar plantas que no hayan sido atacadas y destruir las plantas parasitadas.

Otras especies de *Albugo* son las siguientes: *A. tragopogonis*, que ocasiona la roya blanca en el salsifí (*Tragopogon*) y otras compuestas; *A. ipomoeaepanduranae*, que produce la roya blanca en el camote (*Ipomoea batatas* y otras especies del mismo género); *A. bliti*, que es el agente causal de la roya blanca de los amarantos (*Amaranthus*), y *A. portulacae*, que origina la roya blanca de la verdolaga (*Portulaca oleracea*). Los síntomas que producen estos hongos son semejantes a los que causa *Albugo candida* y se combaten siguiendo las mismas medidas ya anotadas.

CLASE ZYGOMYCETES

El carácter esencial de este grupo de hongos es que carecen de elementos reproductores flagelados. Las esporas, sin flagelos, se llaman aplanosporas y se forman dentro de esporangios. En ciertas formas más evolucionadas los esporangios no forman aplanosporas, sino que se comportan como una espora y reciben el nombre de conidios o conidiosporangios. La reproducción sexual se efectúa por copulación gametangial o gametangia, formándose una **cigospora**, carácter del que deriva el nombre de la clase. Algunos autores llaman **conyugación** o **conjugación** al proceso de fecundación de los cigomicetes, motivo por el cual les dan a estos la denominación común de hongo conyugados o conjugados.

Tanto las aplanosporas como lo conidiosporangios germinan directamente por medio de tubos que después forman el micelio. Este se encuentra bien desarrollado, con numerosas hifas cenocíticas ramificadas, cuyas paredes están constituidas de quitina; en ocasiones las hifas tienen septos. Son hongos eucárpicos, en los que se distinguen muy bien las hifas vegetativas y las reproductoras.

La clase Zygomycetes se divide en tres órdenes:

• Orden Mucorales. La reproducción asexual se

efectúa esencialmente por aplanosporas contenidas en esporangios; generalmente son saprobios.

• Orden Entomphthorales. La reproducción asexual se efectúa principalmente por esporangios que se comportan como esporas; casi siempre viven como parásitos de insectos.

• Orden Zoopagales. Reproducción asexual por aplanosporas (conidios) fusiformes, filamentosas o globosas, que corresponden a conidiosporangios o esporangíolos; parásitos, depredadores de protozoarios rizópodos o de nemátodos, principalmente.

Orden Mucorales

Caracteres esenciales. Los representantes de este orden son a menudo llamados mohos negros, debido a que sus micelios, cuando han formado las aplanosporas y las cigosporas, son negruzcos, por los pigmentos que ambas poseen. Su micelio, bien desarrollado, está formado por numerosas hifas pequeñas o grandes, delgadas o gruesas, microscópicas o macroscópicas, muy ramificadas y cenocíticas, aunque en ocasiones con septos. Cuando llegan a la vejez, muchas hifas desarrollan un pigmento moreno, adquieren numerosas vacuolas y se tabican. En hifas gruesas y vigorosas que están en crecimiento, se pueden observar muy bien las corrientes protoplasmáticas. En muchos casos, algunas de las hifas se introducen al sustrato, fijan el micelio y absorben las sustancias nutritivas; el resto de las hifas forman un micelio aéreo donde se generan los órganos reproductores. En ciertos géneros se constituyen hifas especiales llamadas rizoides, que se forman sobre todo en los sitios donde las hifas aéreas se ponen en contacto con superficies duras y consistentes; al adherirse los rizoides al sustrato. fijan el micelio del hongo y extraen sustancias nutritivas del medio.

La reproducción asexual se efectúa esencialmente por medio de aplanosporas que se generan dentro de los esporangios. Los esporangios se forman en esporangióforos, que pueden ser sencillos o ramificados; en el primer caso pueden tener un esporangio en su parte terminal o un ápice ensanchado que lleva varios esporangios, y en el segundo, con uno o varios esporangios en la punta de cada una de las últimas ramas. Los esporangios están separados de los esporangióforos por un tabique a veces recto y aplanado, pero en ocasiones es sumamente convexo y aparece como una prolongación ensanchada del esporangióforo que se introduce en el esporangio, formando una estructura conocida con el nombre de **columela**, la cual generalmente se conserva después de que se desintegra la pared del esporangio y entonces aparece comúnmente rodeada por algunas esporas que se adhieren a ella.

Los esporangios pueden contener muchas o pocas esporas, y en ocasiones una o dos solamente. En el caso de que contengan pocas esporas, los esporangios reciben el nombre de **esporangíolos**; cuando encierran una sola espora pueden recibir este nombre o también el de conidio o el de conidiosporangios. Estos últimos término se utilizan especialmente cuando las paredes del esporangio y de la espora se fusionan tan íntimamente que no se distinguen una de la otra. En algunas especies, los esporangióforos pueden tener, al mismo tiempo, esporangios y esporangíolos.

Las aplanosporas de los Mucorales son generalmente multinucleadas cuando llegan a su madurez, y presentan formas, dimensiones y estructuras muy diversas. Si en el momento de su formación las aplanosporas quedan a veces uninucleadas, después se divide el núcleo y se hacen multinucleadas.

La reproducción sexual es por gametangia o gametangiogamia (conjugación o conyugación), proceso en el que se fusionan dos gametangios muy semejantes en su forma, estructura y tamaño (isogamia), aunque en ocasiones este último carácter puede ser distinto (heterogamia). Los gametangios se forman en la parte terminal de hifas sexuales, y en la base de los mismos queda una estructura ensanchada que se llama **cigóforo** o **suspensor**. Los gametangios son multinucleados, y de la fusión de ellos resulta una cigospora, que se rodea de una gruesa pared para constituir un **cigosporangio**.

Los Mucorales se encuentran ampliamente distribuidos por todo el mundo, la mayoría viviendo como saprobios en sustratos ricos en materias orgánicas solubles, en estiércol, en restos vegetales y animales en desintegración, y sobre todo en productos amiláceos y azucarados. Pocas especies se encuentran como parásitas en otros hongos, en plantas verdes y en animales. En el hombre, algunas especies de *Mucor*, *Rhizopus*, *Absidia* y *Saksenaea* causan enfermedades que reciben el nombre general de cigomicosis o mucormicosis.

Las esporas de estos hongos son muy abundantes en el agua, en el suelo y sobre todo en el aire, de manera que fácilmente se pueden obtener micelios de los mismos exponiendo ante estos, medios o sustratos apropiados húmedos, como frutos, dulces, pastas, jaleas, quesos y, sobre todo, fragmentos de pan.

Los Mucorales tienen gran importancia económica, pues muchas de las especies que se desarrollan sobre alimentos del hombre y de los animales ocasionan su descomposición y graves pérdidas; otras especies provocan enfermedades en plantas, animales y aun en el hombre. Por otro lado, se conocen especies de gran utilidad industrial, pues con sus actividades enzimáticas son capaces de hidrolizar el almidón y producir sustancias como el alcohol y ácidos orgánicos (cítrico, fumárico, succínico y oxálico), así como otras sustancias muy empleadas por el hombre que han dado lugar al establecimiento de prósperas industrias; así, algunos alimentos fermentados de soya, como el tempeh y el sufu, muy populares en Indonesia y otros países del Lejano Oriente, son preparados utilizando varias especies de *Rhizopus*, como *Rh. oligosporus* y *Rh. arrhizus* (tempeh), o diversas especies de *Mucor* además de *Actinomucor elegans* (sufu).

Clasificación. Tomando en cuenta caracteres muy diversos, pero esencialmente la presencia o ausencia de esporangios, esporangíolos y conidios, la morfología y estructura de estos, y de las cigosporas, los Mucorales se dividen en las siguientes familias, que pueden quedar distribuidas en dos grupos:

Grupo l] Con los esporangios globosos o pirifor-

mes: Mucoraceae, Piloboloceae, Thamnidiaceae, Choanephoraceae, Cunninghamellaceae, Mortierellaceae y Endogonaceae.

Grupo 2] Con los esporangios alargados y las esporas en hileras, constituyendo estructuras llamadas **merosporangios**, que en algunos casos pueden originarse en ramas fértiles, con frecuencia septadas, que reciben el nombre de **esporocladios**: Piptocephalidaceae, Syncephalastraceae, Dimargaritaceae y Kickxellaceae.

Algunos autores consideran también a la familia Helicocephalidaceae, no tratada aquí (géneros *Helicocephalus* y *Ropalomyces*), en el orden Mucorales, pero otros autores la incluyen en el orden Zoopagales, porque sus representantes parasitan huevecillos de nemátodos que viven en el estiércol con otros materiales orgánicos en descomposición; a veces la familia Cunninghamellaceae es fusionada con la familia Choanephoraceae. Además, recientemente (1974) han sido descritas otras dos familias: Saksenaeaceae y Radiomycetaceae, aunque basadas en los géneros *Saksenaea* y *Radiomyces*, clasificados antes en las familias Mucoraceae y Choanephoraceae, respectivamente.

Las familias Endogonaceae, Dimargaritaceae y Kickxellaceae pueden ser elevadas, siguiendo el criterio de ciertos autores, a la categoría de órdenes: Endogonales, Dimargaritales y Kickxellales.

El orden Mucorales incluye alrededor de 55 géneros y 360 especies. La familia Mucoraceae es la más extensa de este orden. Los caracteres más importantes de esta familia son los siguientes: esporangios globosos o piriformes, con numerosas esporas; pared del esporangio delgada; las cigosporas no están envueltas por hifas estériles; sin esporangíolos y conidios. *Rhizopus* es uno de los géneros más comunes y mejor estudiados de la familia.

Rhizopus se caracteriza porque su micelio presenta hifas llamadas **estolones**, que se disponen paralelamente a la superficie del sustrato y, en ciertos sitios, forman rizoides (fig. 143) que se introducen al medio y que pueden ser de medianos a grandes (de 1-4 mm o más de largo), como en *Rh. nigricans* y *Rh. oryzae*, o pequeños (de menos de 1 mm de largo), como en *Rh. arrhizus*; los esporangióforos nacen arriba de los estolones, en los mismos sitios donde se originan, en sentido opuesto, los rizoides (fig. 142). Los esporangios presentan en la parte inferior una apófisis inconspicua. Comprende especies generalmente heterotálicas, pero algunas son homotálicas, como *Rh. homotallicus*. Está ampliamente distribuido en la naturaleza, principalmente sobre sustratos amiláceos o azucarados, por ejemplo, frutos, raíces, tallos, panes, pastas, harinas y jaleas.

Una de las especies mejor conocidas es *Rh. nigricans* (=*Rh. stolonifer*), llamada comúnmente moho del pan, pues frecuentemente se desarrolla sobre este alimento; asimismo, muy a menudo contamina en los laboratorios, tubos, cajas y matraces donde se tienen cultivos puros de otros microorganismos, en particular bacterias y hongos, por lo que dicho moho es considerado como una “mala yerba” de los laboratorios.

Como las esporas de *Rhizopus* son muy abundantes en el aire, este hongo se puede aislar fácilmente exponiendo al mismo un fragmento de pan húmedo Las esporas, al caer en este sustrato propicio, germinan produciendo hifas que en pocos días constituyen un abundante micelio, que a simple vista muestra un aspecto algodonoso y blanquizco. En este micelio se distinguen claramente tres tipos de hifas: los estolones, los rizoides y los esporangióforos. Los estolones crecen horizontalmente sobre el sustrato, se levantan un poco sobre el mismo y a cierta distancia, se inclinan y toman contacto con la superficie del medio; son hifas anchas, de pared gruesa y protoplasma cenocítico, que pueden alcanzar desde unos cuantos milímetros hasta 1-3 cm de longitud. En los sitios donde lo estolones tocan el sustrato, se forman penachos de rizoides corto, delgados y ramificados que se introducen en el medio y se encargan de la fijación del micelio y de absorber sustancias nutritivas. A partir de cada grupo de rizoides se forman varios estolones que se extienden en diversas direcciones, tocan la superficie del sustrato y constituyen otros grupos de rizoides, y así, sucesivamente, se forma una maraña de estolones y rizoides (figs. 142- 143).

Los esporangióforos son hifas fértiles, que en número de uno o varios se levantan, arriba de los rizoides, quedando erectos y perpendiculares a los estolones y a la superficie del sustrato. Son hifas macizas y gruesas que alcanzan 1-3 cm de longitud, y se notan a simple vista como filamentos de algodón (figs. 113A, A1, 142). Cada esporangióforo desarrolla en su extremidad un hinchamiento globoso hacia el que fluye el protoplasma con numerosos núcleos. Al principio el protoplasma es homogéneo, pero después se diferencian dos regiones: una central muy vacuolada y con pocos núcleos y una externa con abundante protoplasma y muchos núcleos. Más tarde se forma una membrana entre estas dos regiones, constituyendose así la columela que queda como una prolongación del esporangióforo, de forma más o menos hemisférica, y alrededor de ella el esporangio con aspecto de un saco (fig. 113B, B1). Á partir de la membrana externa del esporangio se constituyen tabiques en el protoplasma, que se ramifican y van aislando porciones del mismo con uno o varios núcleos; se forman así numerosas aplanosporas esféricas, ovales o algo angulosas, provistas de una pared gruesa y de color oscuro. En ese momento los esporangios se notan a simple vista como diminutas cabezas de alfiler, negruzcas, en la extremidad de los esporangióforos. Como los esporangios son muy abundantes en la superficie del micelio, este se observa de color oscuro a simple vista.

Al madurar las aplanosporas, la pared del esporangio se deshidrata, se torna muy frágil y se rompe con facilidad para dejar libres las aplanosporas, que son distribuidas por el aire a sitios muy diversos, resisten en vida latente un tiempo más o menos largo, y si caen en un medio propicio germinan y vuelven a formar nuevos micelios (figs. 113C, C1, D, D1).

Rh. nigricans es heterotálico; su reproducción sexual se efectúa por gametangia o gametangiogamia (conjugación) y para que esta se realice es indispensable que en el mismo sustrato se desarrollen dos micelios de distinto sexo, que por ser iguales en morfolo-

gía (**isogametangios**) se les denomina + y —. Cuando los micelios + y — se ponen en contacto, se desarrollan cortas hifas laterales, llamadas **progametangios**, cuya parte terminal se ensancha (fig. 113E). Dos progametangios, uno + y otro —, crecen uno frente a otro y se ponen en contacto por su parte terminal (fig. 113F). El protoplasma multinucleado de cada progametangio se acumula en la región terminal, quedando el resto muy vacuolado; se forma un septo que separa estas dos porciones, la terminal que es el gametangio, y la basal que se llama suspensor (fig. 113G). Los gametangios crecen, aumentan el número de núcleos, disuelven sus paredes en el punto de contacto, confunden sus protoplasmas en una sola célula, fusionan sus núcleos por pares, los que se tornan diploides, y se constituye un cigoto que origina un cigosporangio (cigospora) joven (fig. 113H). Los núcleos que no se fusionan probablemente se desintegran. El cigoto aumenta bastante de tamaño, toma aspecto globoso, se rodea de una pared gruesa, oscura, rugosa, a veces con erizaciones externas y constituye un cigosporangio (cigospora) maduro (fig. 113I). Al desintegrarse los micelios, los cigosporangios (cigosporas) quedan libres en el medio donde resisten en vida latente por varios meses, soportando condiciones adversas. Al encontrar condiciones propicias, germinan produciendo una hifa, cuyo desarrollo posterior no ha sido observado. Probablemente, como indican muchos micólogos, este desarrollo se hace de manera semejante a otros Mucorales, en los que sí se ha seguido el proceso: la hifa germinativa que produce la cigospora forma un esporangióforo y este en su extremidad genera un esporangio, con aplanosporas y columela, como en el caso de la reproducción asexual (fig. 113J). La meiosis de los núcleos se efectúa durante la germinación de las esporangiosporas o aplanosporas (fig. 113K).

Importancia de Rh. nigricans *y otras especies del mismo género*. Este hongo tiene gran interés desde el punto de vista económico, pues se encuentra ampliamente distribuido y contamina numerosos alimentos del hombre y de los animales, a los que descompone e inutiliza con sus enzimas, dando lugar a pérdidas considerables. Los trastornos más notables los ocasiona en algunas raíces y frutos.

El perjuicio más grave que produce es la enfermedad llamada podredumbre húmeda del camote o batata (*lpomoea batatas*), que se desarrolla en las raíces carnosas, especialmente durante su conservación o almacenamiento, que se efectúa por lo general durante el invierno. Las raíces contaminadas muestran manchas húmedas en la epidermis, sus tejidos se hacen muy blandos y sobreviene la putrefacción. En la parte externa se cubren de un moho algodonoso, el micelio invade toda la raíz, los tejidos que contienen almidón toman color pardo y desprenden un olor alcohólico y aromático. Los factores principales que determinan la contaminación de los camotes por este hongo son las heridas, contusiones, golpes, raspones, etc., que reciben las raíces durante su cosecha, transporte y almacenamiento, así como una elevada humedad del aire en las bodegas.

Para evitar en gran parte estos trastornos, se recomienda cosechar el camote lo más maduro posible y antes de que vengan las heladas; cosechar, transportar y almacenar las raíces con el mayor cuidado, evitando dañarlas, y airear bien las raíces hasta tres y cuatro días, de manera que pierdan su turgencia. En varios lugares se utiliza con éxito el ensilaje aéreo, en donde los camotes se mantienen a temperaturas de 11 a 13ºC, después de que han sido bien secados. El mejor procedimiento consiste en una buena refrigeración durante el transporte y almacenamiento.

Rh. nigricans también ocasiona la llamada "gota" o "gotera" de las fresas, con graves pérdidas económicas. El micelio invade las partes externa e interna de los frutos, los cuales se adelgazan y ablandan por sufrir un fuerte escurrimiento con pérdida considerable de jugo. Los trastornos se manifiestan durante el transporte y almacenamiento. Para evitar estos daños y las consiguientes pérdidas se aconseja manipular las fresas lo menos posible, o cuando se haga, tomar los mejores cuidados para evitar golpes, heridas o raspaduras; conservar gran limpieza en las cajas y vehículos de transporte, así como en las casas y mesas de empaque; refrigerar de manera adecuada inmediatamente después de la cosecha, pues un retardo es a veces desastroso.

Este hongo es uno de los agentes causales de la "gota" en la papa; en muchas ocasiones también son atacados manzanas, peras, membrillos, ciruelas, duraznos y cerezas, y parece que no escapa ningún fruto carnoso. Produce putrefacción en los tomates y ocasionalmente en los higos. También causa perjuicios en granos y semillas en germinación. Otras especies de *Rhizopus* causan perjuicios parecidos; por ejemplo, *Rh. nodosus* puede ocasionar putrefacción de las cápsulas de algodón.

Por otro lado, *Rh. nigricans* tiene valor industrial, ya que es el hongo más eficaz para la producción de ácido fumárico, pues llega a convertir en este producto el 40 o 50% del azúcar consumido. El ácido fumárico se utiliza como sustituto del ácido tartárico en las bebidas alcohólicas; como antioxidante, en la elaboración de alcoholes polivalentes, en la síntesis de resinas y como mordente en tintorería. Asimismo, este hongo puede producir ácido láctico. Además, es uno de los mucoráceos más utilizados para obtener esteroles básicos en la síntesis de cortisona, hormonas sexuales y anticonceptivos.

Otras especies de *Rhizopus* útiles en la industria son las siguientes:

Rh. oryzae posee un gran poder amilolítico, por lo que es usado en las destilerías de granos como agente sacarificante; también se utiliza en la producción de enzimas comerciales, y en la elaboración de ácido fumárico y, sobre todo, de ácido láctico, que aunque no puede competir en precio con el que originan las bacterias lácticas, es más fácil de purificar, por lo que resulta ser de mejor calidad y por eso tiene usos especiales. Puede crecer hasta la temperatura de 37ºC, por el contrario de *Rh. nigricans* que crece sólo a temperaturas inferiores a esta.

Rh. arrhizus (figs. 144-148) es rico en enzimas, por lo que se utiliza en la producción industrial de estas, y para obtener ácido láctico. Con *Rh. chinesis* se obtie-

nen enzimas y ácidos fumárico y láctico. *Rh. delemar* es de gran valor en la producción de enzimas amilolíticas y es por lo mismo un magnífico sacarificante del almidón; produce enzimas comerciales y alcohol a partir del maíz. *Rh. japonicus* y *Rh. tonkinesis* poseen fuerte poder sacarificante; se utilizan en la hidrólisis del almidón, para efectuar fermentación alcohólica a partir de granos, y en la obtención de enzimas comerciales. Además producen ácidos fumárico y láctico.

En la producción de ácido fumárico y láctico también se pueden utilizar, entre otras especies, *Rh. niveus*, *Rh. pseudochinensis*, *Rh. sanghaiensis* y *Rh. tritici*.

Otros Mucorales. Se conocen numerosos géneros y muchas especies de este orden, entre los que se citan los siguientes:

Gongronella, *Spinellus* y *Pirella* (fam. Mucoraceae). Son géneros afines a *Rhizopus*. El primero se caracteriza por presentar esporangios con una constricción conspicua en la parte inferior, delimitando a la apófisis (esta delimitación no se presenta en *Rhizopus*), por ejemplo *G. pacrispora*, que tiene esporangióforos encorvados; *G. butleri*, por el contrario, los tiene rectos. En *Spinellus* los esporangióforos no se forman sobre estolones, como en *Rhizopus*; *S. sphaerosporus* tiene esporas globosas, en tanto que las otras especies del género las presentan fusiformes o rómbicas, por ejemplo, *S. fusiger* y *S. gigasporus*. Pirella sólo comprende una especie; *P. circinans*, con dos tipos de esporangios: globosos sobre esporangióforos erectos, y piriformes sobre esporangióforos retorcidos.

Mucor (fam. Mucoraceae). Las especies de este género son saprobias y muy parecidas a las de *Rhizopus*, de las que se diferencian esencialmente porque su micelio no forma estolones, sus esporangióforos nacen en cualquier sitio del micelio, la columela, que se ilustra para la especie termófila (temperatura óptima 35-50ºC) *M. miehei* (fig. 130), es cilíndrica o globosa (nunca hemisférica), a veces con espinas agudas como en *M. spinosus* (fig. 129), y sin rizoides especiales como en *Rhizopus*; para *M. miehei* se ilustra también la forma de los suspensores y del cigosporangio, que resulta de la fusión de isogametangios (fig. 131). Por lo común los esporangióforos son sencillos, aunque hay especies que los tienen ramificados. Las especies de este género son generalmente heterotálicas, pero algunas, como *M. genevensis*, y la mencionada *M. miehei*, son homotálicas; otras son, excepcionalmente, partenogenéticas, pues cada gametangio se desarrolla sin previa fecundación, dando origen a una **acigospora** (**acigosporangio**), caso que es típico de *M. azygospora* y *M. bainieri*, la primera con esporangióforos sencillos y la segunda con esporangióforos ramificados. La especie más conocida y ampliamente distribuida es *Mucor mucedo* (fig. 117), que se puede obtener con cierta facilidad a partir de estiércol fresco de caballo, donde abundan las esporas; tiene enzimas proteolíticas y desintegra las grasas, por lo que ocasiona descomposición de muchos alimentos; con frecuencia, interviene en la maduración del tabaco en polvo o rapé, llega a ocasionar descomposición de las pieles en las curtidurías, y se ha encontrado en el enriamiento del lino. *M. hiemalis* (fig. 118-122) secreta enzimas que ayudan en el enriamiento del lino, digiere el almidón y la gelatina, y fermenta la glucosa. *M. rouxii* es de las especies más interesantes, pues es **dimórfico**: presenta estadios micelial y levaduriforme; el oxígeno favorece el desarrollo del micelio, en tanto que la anaerobiosis y el bióxido de carbono promueven la formación de levaduras gemantes. Este hongo produce abundante amilasa y cimasa, por lo que se usa industrialmente en la elaboración de alcohol; en Oriente se utiliza mucho en la preparación de bebidas alcohólicas a partir de arroz y, a menudo, es vendido con el nombre de "levadura china", en pequeñas botellas con miel de arroz; se caracteriza por sus esporangióforos ramificados y porque produce clamidosporas negras en el micelio aéreo. Fue trabajando con *M. rouxii* que Eijkmann, en 1894, descubrió la producción de ácido láctico por ciertos mohos. *M. racemosus* (figs. 123-128) es la especie más común de las que tienen esporangióforos ramificados; efectúa fermentación alcohólica a partir de varios azúcares y, cuando vive en medios · que contienen alguno de estos, el micelio se desintegra en células esféricas (oídios), semejantes a levaduras, que continúan su reproducción por brotes, como escas; también forma clamidosporas en el micelio aéreo. Es una especie interesante porque se utiliza en la industria, en la obtención de enzimas y alcohol etílico. *M. piriformis* se caracteriza por sus grandes esporangios y sus columelas en forma de pera; se ha encontrado en frutos descompuestos y se indica como causa de la putrefacción de las peras; produce ácido cítrico, aunque para la producción de este ácido se emplean con mayor éxito diversas especies de *Aspergillus*.

Absidia (fam. Mucoraceae). Presenta un micelio que se extiende sobre el sustrato formando estolones y rizoides; los esporangióforos nacen en los entrenudos de los estolones, sobre la parte arqueada de los mismos; los esporangios son alargados, de elípticos a casi cilíndricos; la columela es redonda o en forma de pera y, alrededor de las cigosporas, se establecen filamentos o apéndices incurvados que salen de los suspensores como se ilustra para *A. spinosa* (figs. 114, 115).

Aunque las especies de este género son comúnmente saprobias, algunas de ellas, como *A. corymbifera*, han sido encontradas en ciertos casos de broncomicosis, en micosis del oído y de la faringe, y también han podido ser aisladas de esputos, de fragmentos de tejidos pulmonares y de lesiones de la córnea. *A. parricida* es una especie homotálica que parasita otros Mucorales. *A. psichrophila*, *A. zychae* y *A. verticillata* son heterotálicas; la primera es psicrófila, la segunda mesófila y la tercera termófila.

Los géneros *Mucor* y *Absidia* comprenden varias secciones y numerosas especies; algunas de estas han sido segregadas en géneros diferentes, como *M. pusillus* y *M. miehei* que ahora son incluidos en el género *Rhizomucor*, distinguible de *Mucor* porque sus especies son termófilas y forman un micelio con rizoides sitúados en la base de los esporangióforos; por tanto, en la actualidad hay la tendencia a denominarlas *Rhizomucor pusillus* y *Rh. miehei*. Otros casos semejantes son los de *Actinomucor elegans*, especie única en su género (género monotípico), cuyos esporangióforos son

ramificados en racimos o verticilos y, en su mayoría, se originan de estolones con rizoides, y el de *Chlamydoabsidia padeni*, que difiere de las especies del género *Absidia* por presentar conidios septados y de color oscuro en el micelio aéreo.

Zyzygites (fam. Mucoraceae). Difiere de los géneros mencionados en que su único representante. *Z. melanocarpus*, presenta esporangióforos ramificado dicotómicamente.

Circinella (fam. Mucoraceae). Se caracteriza por presentar esporangióforos ramificados en forma cimosa, umbelada o racemosa. *C. umbellata* (con ocho, diez o más esporangios por umbela) tiene las ramas laterales de los esporangióforos siempre encorvadas (fig. 116).

Phycomyces (fam. Mucoraceae). Los esporangióforos nunca se forman sobre estolones ni están ramificados; son relativamente gruesos, firmes, erectos, muy largos (hasta de 7-8 cm) y presentan fototropismo positivo. Sus especies, por ejemplo *Ph. nitens* (figs. 132-135) y *Ph. blakesleanus* (figs. 136-140), han sido muy estudiadas por los genetistas y por otros biólogos experimentales.

Zygorhynchus (fam. Mucoraceae). Comprende especies que se parecen a las de Mucor; sin estolones ni rizoides, pero con gametangios en forma de pinza al unirse un par de ellos, y de tamaño muy diferente uno del otro (**heterogametangios**), al contrario de la mayoría de los Mucorales, cuyos gametangios son muy semejantes en cada par de ellos (isogametangios). Ejemplos: *Z. heterogamus* y *Z. vuilleminii* (fig. 149). Ciertas especies, como *Z. moelleri*, abundan en suelos arenosos, pobres en sustancias orgánicas, formando micelios que unen las partículas de tierra; producen activa amonización, lo que ayuda a la nitrificación y, por lo mismo, a la fertilidad de los terrenos agrícolas.

Pilobolus (fam. Pilobolaceae). Comprende varias especies heterotálicas coprófilas que se desarrollan con frecuencia en estiércol de animales herbívoros (bovinos y equinos, entre otros). En este sustrato, cuando está húmedo, forman esporangios oscuros delimitados por una pared gruesa quitinizada, sobre todo en la parte superior, y que contienen una columela casi transparente y numerosas esporas globosas, ovales o elipsoidales. Cada esporangio está situado, a manera de boina o sombrero, en el ápice de un esporangióforo sencillo, frágil, cilíndrico en la parte media, que es la más larga del mismo, y ensanchado tanto en la parte superior como en la inferior. El ensanchamiento o apófisis de la parte superior recibe el nombre de vesícula subesporangial, por estar debajo del esporangio; en tanto el ensanchamiento de la porción basal es el **trofociste** o **trofocisto**; este último queda hundido en el sustrato y está delimitado por un tabique de la hifa que dio origen a la fructificación. Los cigosporangios se originan entre dos suspensores unilaterales, más o menos yuxtapuestos y sin apéndices.

Una característica importante del género es su fototropismo positivo, fenómeno durante el cual los esporangióforos se doblan hacia la luz y arrojan con fuerza el esporangio, incluyendo su columela, hacia el lugar de donde proviene el estímulo luminoso; de ahí el nombre del género, que significa "el que arroja o lanza el sombrero"; por este motivo, a las especies del género se les da la denominación común de "hongos artilleros", pues son capaces de lanzar con violencia o disparar sus esporangios, verticalmente, hasta una altura de casi dos metros, debido a la fotosensibilidad de la vesícula subesporangial y al impulso del líquido de la misma, que sale a presión por un mecanismo parecido al de los aviones de propulsión a chorro. Una vez arrojados los esporangios, estos se pegan a la superficie de las plantas que pueden ser ingeridas por los animales herbívoros, son capaces de resistir la acción de las enzimas del tubo digestivo de estos y salen viables en el estiércol de dichos animales, motivo por el cual germinan con facilidad en este sustrato cuando las condiciones del medio son apropiadas, o bien en el laboratorio, si se coloca un fragmento de estiércol en un recipiente húmedo, por ejemplo en un frasco o en una caja de Petri.

El estiércol es un sustrato favorable para el desarrollo de los hongos de este género debido a la necesidad que estos tienen de disponer tanto de sales de amonio o de amoníaco, que son la mejor fuente de nitrógeno, como de un factor de crecimiento llamado coprógeno, que ha sido identificado como un compuesto orgánico de hierro, semejante a la hemina de la sangre de los vertebrados. Debido a estos conocimientos, los hongos aquí tratados, en la actúalidad, pueden ser cultivados puros, en medios artificiales relativamente simples.

Dos de las especies más frecuentes son *P. kleinii* (fig. 141) y *P. crystallinus*, ambas con esporangios hemisféricos de color negro y esporas elipsoidales; pero la primera presenta esporangióforos cortos (2-5 mm) y esporas grandes (10-20 µm), en tanto que la segúnda tiene esporangióforos largos (hasta de 1 cm de altura) y esporas pequeñas (5-10 µm).

Otras especies son *P. longipes*, con los esporangios hemisféricos, negros, los esporangióforos muy largos (hasta de 2.5 cm) y las esporas globosas u ovales, de tamaño mediano (8-13 µm).

P. umbonatus difiere de las especies anteriores por presentar el esporangio umbonado, en forma de bulbo.

Los otros géneros de la familia Pilobolaceae, *Pilaira* y *Utharomyces*, difieren de *Pilobolus* en que no disparan sus esporangios. En *Pilaira* los esporangióforos son fototrópicos, delgados, cilíndricos, sin apófisis, no ensanchados en los extremos y la pared de los esporangios se disuelve lentamente; por ejemplo, *P. dimidiata* con los esporangióforos cortos (3-4 mm) y *P. moreani* con los esporangióforos largos (hasta de 10 cm). *P. anomala* presenta los esporangios y el ápice de los esporangióforos incrustados con espinitas de oxalato de calcio. *Utharomyces* tiene esporangióforos ensanchados, vesiculares y esporangios estrellados en el ápice al efectuarse la dehiscencia; comprende sólo una especie, *U. epalocaulos*.

Thamnidium (fam. Thamnidiaceae). Comprende especies heterotálicas cuyos esporangióforos presentan esporangios y esporangiolos, ambos columelados, globosos o subglobosos, en la mayoría de los

casos sólo con esporangíolos pedunculados, que contienen pocas esporas y están situados en ramas laterales dicotómicas o verticiladas. Los esporangios carecen de apófisis, se originan en el ápice de esporangióforos simples o ramificados y se desarrollan del micelio que está sobre el sustrato. Los cigosporangios se forman entre dos suspensores opuestos.

Th. elegans (fig. 150) tiene esporangióforos con esporangios y esporangíolos y presenta las ramas primarias verticiladas o dicotómicas. Los esporangios están cubiertos de incrustaciones calcáreas y tienen pared delicuescente, en tanto que la pared de los esporangíolos es persistente aun después de la dehiscencia. No crece a temperaturas superiores a 31ºC. *Th. anomalus* difiere de la especie anterior porque los esporangióforos sólo forman esporangíolos y las ramas laterales primarias de los primeros están ramificadas dicotómicamente; puede crecer a temperaturas superiores a 31ºC. *Th. simplex* presenta esporangióforos con esporangíolos situados sobre ramas laterales verticiladas.

Dicranophora, *Cokeromyces*, *Helicostylum* y *Chaetocladium* (fam. Thamnidiaceae). Los dos primeros géneros incluyen especies homotálicas; en el primero los esporangióforos tienen tanto esporangios como esporangíolos; en el segundo sólo se forman esporangíolos; *D. fulva* es la única especie del género.

C. recurvatus forma esporangíolos multisporados (figs. 151-154); por el contrario, *C. poitrassi* tiene esporangíolos unisporados.

Helicostylum y *Chaetocladium* comprenden especies heterotálicas y especies en las que no se conocen los cigosporangíos; en el primero los esporangíolos tienen muchas esporas, los pedúnculos esporangiolares están encorvados y pueden formarse esporangios; en el segundo los esporangíolos son unisporados y nunca se forman esporangios.

H. piriforme (figs. 155-156) presenta esporangióforos erectos y rígidos, sobre los que están los esporangíolos piriformes, dispuestos en racimos terminales; los esporangios primarios presentan apófisis. En *H. elegans* los esporangios primarios carecen de apófisis. Respecto al último género mencionado, *Ch. jonessii* forma esporangíolos ásperos y espinosos, en tanto que en *Ch. brefeldii* son lisos.

Choanephora (fam. Choanephoraceae). En el mismo micelio puede formar esporangios y esporangíolos con pocas esporas, o bien unisporados; a estos últimos, algunos autores los denominan conidios (tanto en este género como en otros Zygomycetes). Los esporangios se originan en la parte terminal incurvada de los esporangióforos y presentan una columela prominente. Las esporas, ovoides o fusiformes, muestran en ambos polos un penacho de apéndices radiales. Los esporangíolos son un poco fusiformes, estriados longitudinalmente y, en su base, presentan un corto apéndice hialino; se originan en hifas cortas y erectas (esporangióforos) que terminan en una vesícula, de la que salen ramas cortas ensanchadas en el ápice, donde se forman sendas vesículas secundarias; sobre estas se forman los **dentículos** con los esporangíolos (fig. 157). *Ch. cucurbitarum* es una especie de importancia económica en la agricultura porque produce en la calabaza el tizón de los capullos o botones florales y la putrefacción de los frutos jóvenes, especialmente cuando hay alta humedad por lluvia excesiva. Las flores y los frutos jóvenes se cubren de esporangióforos blancos y los frutos toman un color moreno o negro purpúreo, con un lustre metálico característico. Los tejidos atacados se tornan morenos y blandos, y los frutos no llegan a la madurez porque sobreviene en ellos la putrefacción húmeda y blanda. No se han establecido medidas para el control de esta enfermedad.

Ch. heterospora difiere de la especie antes descrita en que sus esporangíolos tienen varias esporas.

Blakeslea y *Gilbertella* (fam. Choanephoraceae). Como en el género *Choanephora*, en el mismo esporangióforo puede haber esporangios (con columela prominente), y esporangíolos, generalmente unisporados, pero a veces con dos, tres o varias esporas. Los esporangios tienen pared persistente y en la madurez se abren por medio de un anillo de dehiscencia (dehiscencia circuncísil). Las esporas pueden ser lisas o estriadas; presentan color oscuro, moreno o purpúreo y con frecuencia tienen penachos de cerdas o apéndices filiformes en los extremos. *B. trispora* forma esporangióforos ramificados con vesículas esporangiolares sobre las que se producen esporangíolos elipsoidales con tres esporas estriadas y con apéndices filiformes polares; los cigosporangios se desarrollan entre dos suspensores unilaterales; es frecuente sobre restos de plantas, en suelos tropicales o semitropicales.

G. persicaria, la única especie del género, presenta esporangios globosos, en posición terminal, sobre esporangióforos simples y con esporangiosporas estriadas que tienen apéndices polares filiformes. Es una especie heterotálica que forma cigosporangios verrugosos entre dos suspensores opuestos (figs. 159-160); es fitopatógena: causa la pudrición seca de duraznos y tomates. Algunos autores clasifican al género *Gilbertella* en la familia Mucoraceae, por las características de sus esporangios y por la morfogénesis de los cigosporangios, pero el tipo de dehiscencia circuncísil del esporangio y la ornamentación de las esporas, que tienen apéndices polares filiformes, permiten incluirlo en la familia Choanephoraceae.

Cunninghamella (fam. Cunninghamellaceae). No presenta esporangios, sólo desarrolla esporangíolos unisporados (conidios), esféricos u ovoides, dispuestos sobre pedicelos cortos, los que a su vez están implantados sobre vesículas globosas terminales; estas se originan ya sea en el extremo de un conidióforo simple o en los ápices de las ramas en los conidióforos ramificados. Incluye especies homotálicas y heterotálicas. Los cigosporangios son verrugosos y se forman entre suspensores opuestos. En *C. echinulata* (fig. 161-162) los esporangíolos son equinulados, con espinas largas y gruesas, en tanto que los esporangíolos en *C. elegans* presentan espinas cortas, y en *C. ramosa* son lisos. *C. homothallica* forma cigosporangios con grandes verrugas piramidales. Las especies de este género son comunes en el suelo.

Mycotypha es un género afín al anterior, que presenta conidióforos con vesículas alargadas sobre las

que se forman numerosos esporangíolos unisporados (conidios), cada uno sobre un corto pedicelo que está adherido a la vesícula. El nombre del género deriva de la semejanza morfológica, aunque en tamaño microscópico, con las inflorescencias de las plantas palustres llamadas comúnmente espadañas, correspondientes al género *Typha*. *M. africana* presenta esporangíolos elípticos o subglobosos, en tanto que en *M. microspora* estos son globosos u ovoides.

El género *Mycotypha* es clasificado por algunos autores en la familia Thamnidiaceae, o bien, igual que *Cunninghamella*, en la familia Choanephoraceae, pero la tendencia actual es incluir ambos géneros en una familia aparte (Cunninghamellaceae).

Mortierella (fam. Mortierellaceae). Sus representantes tienen esporangios globosos que contienen numerosas esporas, y que sólo excepcionalmente presentan columela o esta es muy pequeña; pueden tener además esporangíolos con una o pocas esporas. Con frecuencia también forman clamidosporas (**estilosporas**) de pared gruesa, cada una dispuesta sobre un largo pedicelo. Las especies del género pueden ser homotálicas o heterotálicas. Cada una de las cigosporas maduras queda dentro de una envoltura gruesa, algodonosa y compacta constituida por hifas que se originan de ramas de los suspensores, que son unilaterales (aposados). *M. ramaniana* (figs. 166-168) es dimórfica: levaduriforme (en forma de levadura) en soluciones azucaradas concentradas, pobres en nitrógeno, y micelial, estado característico en medios isotónicos nitrogenados. *M. ramaniana* var. *angulispora* tiene esporangios con esporas poliédricas y con la pared esporangial deshiscente. *M. verticillata* presenta esporangióforos en forma de lezna, con columela o esta es inconspicua, verticilados; en el ápice de los esporangióforos no se forman esporangios sino clamidosporas (estilosporas). *M. chlamydospora* tampoco forma esporangios; produce clamidosporas (estilosporas) cubiertas con espinas cilíndricas. *M. polycephala* tiene esporangios y clamidosporas. *M. bipolaris* y *M. lignicola*, que algunos autores clasifican en un género aparte (*Haplosporangium*), forman esporangíolos sin columela; en la primera especie estos generalmente contienen dos esporas (a veces una), y en la segunda siempre contienen sólo una. En la mayoría de las especies de este género, los suspensores son isomórficos (de igual forma y tamaño), pero en algunas especies, como *M. epigama*, son heteromórficos (uno mayor que el otro). Común en el suelo.

Endogone (fam. Endogonaceae). Las especies de este género difieren de otros Mucorales porque sus cigosporas quedan agrupadas en el interior de **esporocarpos** o cuerpos fructíferos hipogeos esferoidales, a veces más o menos grandes (0.1-2.5 cm de diámetro), compactos; estos pueden contener, en vez de cigosporas, esporangios o clamidosporas. En *E. malleola* hay, además de esporangios, numerosas yemas esféricas; por el contrario, en *E. reniformis* sólo se producen esporangios, pues no se producen estas yemas en el cuerpo fructífero. La reproducción sexual se efectúa por la unión de gametangios iguales o isomórficos, como sucede en *E. tuberculosa*, o por gametangios desiguales o heteromórficos, por ejemplo en *E. lactiflua*.

Las especies se clasifican por la forma, el tamaño y la disposición de los esporangios, las clamidosporas y las cigosporas en el esporocarpo; por ejemplo, en *E. radiata* se forman clamidosporas dispuestas radialmente en el cuerpo fructífero, mientras que en *E. fulva* las clamidosporas quedan situadas irregularmente en la fructificación.

Este género es de gran importancia ecológica y económica porque sus representantes son comunes en el suelo y con frecuencia están asociados a las raíces de diversas plantas formando micorrizas endótrofas.

Otros géneros de la familia Endogonaceae comprenden, igual que *Endogone*, especies micorrizógenas endótrofas, tanto de plantas herbáceas como leñosas. En estos géneros no se ha observado la reproducción sexual, pero sí la formación de acigosporas dentro de acigosporangios, que con frecuencia quedan libres en el suelo, pues muchas veces no se producen esporocarpos, por ejemplo en *Gigaspora*. *G. margarita* forma micorrizas con la planta de Nochebuena (*Euphorbia pulcherrima*).

Los géneros *Glomus* y *Sclerocystis* también son muy importantes por incluir especies micorrícicas; con frecuencia son considerados sinónimos de *Endogone* o formas imperfectas del mismo, especialmente el primero, que es muy común en casi todos los tipos de suelo; las especies de *Glomus* producen clamidosporas, ya sean libres o en esporocarpos, en los ápices de hifas dispuestas irregularmente. *Sclerocystis* se caracteriza por la formación de cuerpos fructíferos laxos que contienen esporocarpos delimitados, en los que hay esporangios, clamidosporas o acigosporas en disposición irregular; por ejemplo *S. coremioides*, con esporocarpos amarillentos o verde-grisáceos, y *S. coccogena*, que se caracteriza por presentar gemas o yemas.

El género *Glaziella* comprende una sola especie, *G. vesiculosa*; esta presenta cuerpos fructíferos huecos con esporangios, clamidosporas o acigosporas situados en las paredes de dichos cuerpos.

Hay la tendencia a considerar a la familia Endogonaceae como un orden (Endogonales), pues aunque en ella las estructuras asexuales son sencillas, sus representantes pueden desarrollar una verdadera fructificación sexual que engloba a varias cigosporas, al contrario de los otros Mucorales, en los que las cigosporas son aisladas; no obstante, en algunos casos estas también pueden estar envueltas por hifas estériles como sucede, por ejemplo, en la familia Mortierellaceae.

Piptocephalis (fam. Piptocephalidaceae). El micelio puede tener estolones y rizoides como en *P. corymbifer* y *P. repens*, pero en ocasiones carece de estas estructuras, por ejemplo en *P. arrhiza*. Presenta merosporangióforos o esporóforos dicotómicamente ramificados; las ramas de estos se ensanchan un poco en el extremo libre constituyendo vesículas o cabezuelas, que son caducas debido a la formación de un septo y de una fisura anular en la parte basal de las mismas. Sobre dichas vesículas se originan ramas merosporangiales o esporangiolares con merosporangios cilíndricos o claviformes, unisporados o con pocas esporas

dispuestas en una hilera. Los cigosporangios son de color claro y ásperos, y están situados sobre suspensores algo heteromorfos, dispuestos a manera de pinza y en aposición; es decir, estos son más o menos paralelos y están en un mismo lado del cigosporangio, el cual queda como una protuberancia de dichos suspensores.

Comprende especies **micoparásitas**, generalmente de otros Mucorales, aunque hay especies que atacan otros grupos de hongos, como *P. xenophila*, que también parasita ascomicetes. Viven sobre sus hospedantes en forma **biotrófica**, introduciendo haustorios en el hospedante, pero sin causar daños notorios en él, al contrario de los micoparásitos **necrotróficos**, que destruyen al hospedante de manera parcial o total. Por este motivo, al género aquí descrito Niewland le dio, desde principios del siglo pasado (1816), el nombre de *Mucoricola* (de *Mucor*, con el sufijo *-cola*, del latín *colere*, habitar).

P. benjaminii presenta esporangíolos o merosporangios unisporados que se forman directamente sobre pedúnculos cortos; es decir, no se forman cabezuelas. *P. unispora* produce numerosos esporangíolos o merosporangios ovoides, cada uno con una espora, sobre vesículas que se desarrollan sobre los ápices de los merosporangióforos.

P. lepidula (fig. 169) presenta merosporangios bisporados sobre las ramas terminales de los esporangióforos; las esporas son elipsoidales; la espora basal es mayor que la terminal y se forma por gemación de esta última. En *P. lemonieriana* los merosporangios también son bisporados, pero las esporas se originan por división del merosporangio. *P. tieghemiana* produce merosporangios bispóricos o trispóricos. Otras especies tienen merosporangios con más de tres esporas, por ejemplo *P. sphaerospora*, con esporas globosas; *P. fusispora*, con esporas fusiformes, y *P. cylindrospora*, con esporas cilíndricas.

Syncephalis, también de la familia Piptocephalidaceae, es muy semejante a *Piptocephalis*, pero los merosporangióforos generalmente no son ramificados y las vesículas merosporangiales son persistentes. Comprende, como este último género, especies parásitas de hongos, por lo común del orden Mucorales. *S. cordata* presenta merosporangióforos hasta de 3 mm de largo, merosporangios situados sobre células cordiformes y con ocho o más esporas; en tanto que *S. fusiger* presenta merosporangios bisporados también sobre células basales cordiformes. *S. sphaerica* puede parasitar varios tipos de hospedantes mucoráceos, así como especies de otros grupos de hongos.

Syncephalastrum (fam. Syncephalastraceae). Es el único género de su familia y comprende una sola especie, *S. racemosum*, que es heterotálica y de distribución cosmopolita en el suelo y en el estiércol. Presenta esporangíolos o merosporangios casi cilíndricos, con muchas esporas. Los merosporangios son producidos radialmente sobre cabezuelas, cada uno de ellos con una hilera de esporas en el interior (figs. 163- 165).

Dimargaris (fam. Dimargaritaceae). En este género, como en todos los miembros de su familia, el micelio y los esporóforos están constituidos por hifas septadas regularmente. Los septos tienen en la parte media un tapón biconvexo característico, con protuberancias polares solubles en soluciones alcalinas diluidas; además, los merosporangios son bispóricos y no se forman directamente sobre cabezuelas que resultan del ensanchamiento de los **merosporangióforos**, sino en ramas merosporangiales que a veces están situadas sobre ensanchamientos vesiculares. La merospora terminal de cada merosporangio se origina por gemación o por división binaria de la merospora basal. Los cigosporangios se forman de hifas indiferenciadas, son de pared delgada, hialina, y contienen, cada uno, una cigospora de pared gruesa. Comprende especies micoparásitas que generalmente tienen como hospedantes otros hongos del orden Mucorales, pero algunas especies, como *D. parvispora* y *D. simplex*, pueden parasitar además otro tipo de hospedantes, y la última mencionada sólo parasita ascomicetes del género *Chaetomium*.

D. cristalligena (figs. 170 y 171) presenta esporangióforos hasta de 2 mm de alto, con numerosas ramas terminales que originan merosporangios sobre ensanchamientos o cabezas merosporangiales que se vuelven viscosas en la madurez; por el contrario, *D. xerosporica* tiene cabezuelas merosporangiales secas y los esporangióforos alcanzan hasta 4 mm de altura. Estas dos especies presentan los esporangióforos ramificados en cimas, en tanto que *D. verticillata* los forma en verticilos.

En este género los esporangióforos carecen de ramas estériles, pero en los géneros *Dispira* y *Tieghemiomyces* dichas ramas son unicelulares o tricelulares y se forman lateralmente sobre el esporangióforo, ya sea en forma aislada o en verticilos. En *D. cornuta* las ramas merosporangiales se originan de una vesícula globosa o subglobosa; en *D. parvispora* y *D. simplex* los esporangióforos carecen de vesícula apical. *Tieghemiomyces* está representado por dos especies: *T. californicus*, cuyos esporangióforos tienen ramas laterales con puntas estériles, y *T. parasiticus*, que no presenta estos tipos de puntas.

El género *Spinalia*, también de la familia Dimargaritaceae, carece de ramas merosporangiales, de manera que los merosporangios se forman directamente sobre las vesículas apicales de los esporangióforos. Sólo comprende dos especies: *S. radians* y *S. tenuis*.

Las especies micoparásitas son difíciles de obtener en cultivo **axénicos**, aun con un crecimiento lento, pero algunas especies de la familia Dimargaritaceae han sido obtenidas en estas condiciones, empleando, por ejemplo, glicerol como fuente de carbono, con la particularidad de que en su mayoría son incapaces de asimilar la glucosa y otros azúcares empleados comúnmente en el cultivo de los hongos.

Kickxella (fam. Kickxellaceae). Como en los representantes de la familia anterior, el micelio es septado y los septos tienen una abertura central obliterada por un tapón. Los esporangióforos son de crecimiento determinado, es decir, alcanzan su longitud máxima hasta un límite definido; en el ápice de cada uno de ellos se forma sincrónicamente un verticilo de esporocladios. Estos son sésiles, alargados, adelgazados en la parte terminal, septados y, en la madurez, se abren como los pétalos de una flor. Igual que en los otros

siete géneros de la familia, los merosporangios (esporangíolos) son unisporados y se forman sobre **seudofiálides**. En el género aquí tratado, dichos merosporangios son alargados, elipsoides o fusiformes y están dispuestos transversalmente en la superficie interna de los esporocladios, adheridos por medio de sus correspondientes seudofiálides. Los cigosporangios son lisos y se desarrollan después de la fusión de los gametangios que se forman en el ápice de hifas indiferenciadas. Comprende una sola especie, *K. alabastrina*, que como la mayoría de los miembros de la familia es saprobia. El hábitat más frecuente de estos miembros es el suelo o el estiércol de diversos animales, en particular el de los roedores, pero hay algunos parásitos de otros hongos como *Martensella pectinata* y *M. corticii*, la primera especie con los merosporangios fusiformes y la segunda con los merosporangios cilíndricos o elipsoides.

Otros géneros de la misma familia son *Coemansia* y *Linderina*. En el primer género, igual que en *Martensella*, los esporocladios son septados, con frecuencia furcados, generalmente pedunculados y terminales en un principio, como en *Kickxella*, pero en la madurez se vuelven laterales debido al crecimiento del eje central del esporóforo después de la formación de los esporocladios jóvenes. *C. ceylonensis* tiene esporangióforos rectos, relativamente cortos (menos de 0.5 mm). *C. spiralis* presenta los esporangióforos retorcidos en espiral y de más de 0.5 mm de longitud. En *C. guatemalensis* y *C. mojavensis* los esporocladios tienen hasta seis o siete septos.

Linderina, que sólo comprende dos especies, presenta esporocladios casi globosos o lenticulares, laterales o apicales, sobre esporangióforos de crecimiento indeterminado. Los merosporangios son muy finamente estriados en sentido transversal (pennados) con una sola espora en cada uno de ellos, y quedan inmersos en un líquido cuando llegan a la madurez; estos merosporangios son obclaviformes y están sobre seudofiálides elipsoidales, las que, a su vez, se hallan adheridas a la superficie de los esporocladios. *L. pennispora* (figs. 172, 173) forma esporocladios cortos (17-22 µm), mientras que *L. macrospora* presenta esporocladios más largos (hasta de 38 µm). No se han observado cigosporas.

Como se anotó previamente, las familias Dimargaritaceae y Kickxellaceae son consideradas por varios autores en la categoría de órdenes (Dimargaritales y Kickxellales, respectivamente), debido a que sus representantes tienen fructificaciones asexuales que llegan a ser bastante más complejas que las de otros Mucorales. No obstante, en dichos órdenes las estructuras sexuales (cigosporangios) se forman mediante la unión de gametangios que se originan en el extremo de hifas indiferenciadas, como en los mucoráceos más sencillos, lo cual podría justificar su posición tradicional en el orden Mucorales.

Orden Entomophthorales

Por lo general, el micelio de estos hongos es septado y alcanza poco desarrollo; al principio es cenocítico y en algunas especies así se conserva, aun en la madurez, formando un talo filamentoso y ramificado, pero en la gran mayoría de los casos el micelio se tabica y a menudo los segmentos que se han formado se separan constituyendo los llamados **cuerpos hifales**, que se multiplican por fisión o por gemación. Las células son comúnmente plurinucleadas, aunque en el género *Basidiobolus* tienen un solo núcleo.

La reproducción asexual se efectúa por elementos unicelulares, con uno o varios núcleos, llamados esporas asexuales, conidios o bien conidiosporangios, considerando que son esporangios unisporados, y excepcionalmente son verdaderos esporangios plurisporados; estos elementos se forman en conidióforos simples o ramificados. Los conidios, al madurar, casi siempre se separan violentamente de los conidióforos y son lanzados a cierta distancia (exceptuando las especies del género *Massospora*, en las que los conidios se forman en la parte interna de los insectos hospedantes). Los conidios comúnmente germinan formando una hifa o tubo del que se desarrolla el micelio, pero a veces en la extremidad de esta hifa se constituye otro conidio, que a su vez puede germinar y dar un micelio u otro conidio, y así sucesivamente. Los conidióforos se agrupan en penachos o forman capas muy regulares que constituyen un **himenio**.

Cuando los conidios de *Basidiobolus* germinan se transforman en esporangios (esporangíolos) que producen aplanosporas.

Los cuerpos hifales, además de multiplicarse por fisión o por gemación, son capaces de formar conidióforos o de transformarse en clamidosporas, para lo cual secretan gruesas paredes.

La reproducción sexual observada en algunas especies se efectúa por gametangia formándose cigosporas. En algunos casos no hay fecundación y los gametangios se desarrollan por partenogénesis constituyendo las llamadas acigosporas. En ambos casos, estas estructuras son esporas de resistencia.

La mayor parte de los representantes de este orden son parásitos de insectos y de otros artrópodos, pero algunos parasitan vegetales, y los hay saprobios, especialmente en el suelo y en los excrementos de ranas y lagartijas. La amplitud de los tipos de hospedantes de estos hongos puede abarcar muchas categorías taxonómicas de organismos, aunque con menos frecuencia que las del extenso grupo de los artrópodos. Los Entomophthorales son capaces de parasitar algas microscópicas (desmidiáceas), como en el caso de los hongos del género *Ancylistes*; los hongos del género *Completoria* parasitan protalos de helechos. Por otra parte, hasta los vertebrados superiores son afectados en ciertas ocasiones por algunas especies de hongos de los géneros *Conidiobolus* y *Basidiobolus*, que llegan a ser patógenas para el hombre, al que ocasionan padecimientos denominados entomoftoramicosis, principalmente en algunos órganos de las vías respiratorias como la nariz, y en el tejido subcutáneo; en el primer caso, dichos padecimientos reciben el nombre de rinoentomoftoramicosis, y en el segundo se denominan ficomicosis o entomoftoramicosis subcutáneas.

La especie generalmente más conocida y de más amplia distribución es *Entomophthora* (=*Empusa*) *mus*

cae (fig. 174), que se toma como tipo de estudio en este orden.

Entomophthora muscae (fam. Entomophthoraceae). Este hongo parasita las moscas de casa o domésticas (*Musca domestica*), especialmente durante el verano y el otoño. La infección se efectúa cuando sobre el cuerpo de un insecto cae un conidio. Este conidio germina y produce una hifa que penetra en el cuerpo por los estigmas de las tráqueas, o a través de los sitios donde el tegumento es más delgado. En el interior del cuerpo del insecto la hifa se extiende y ramifica, pero el micelio no alcanza gran desarrollo, ya que pronto se tabica y segmenta, formando cuerpos hifales irregulares, multinucleados, de pared gruesa, y con forma y dimensiones diversas. Los cuerpos hifales se multiplican intensamente por fisión y por gemación, y se distribuyen en todo el cuerpo por el sistema circulatorio.

Las moscas parasitadas se reconocen por su pesadez e inactividad, su abdomen más brillante y un característico color rojo ladrillo en los ojos. Los cuerpos hifales, que se establecen en todos los órganos y tejidos del insecto, secretan enzimas que van destruyendo y desintegrando todas las estructuras. Un poco antes de la muerte del insecto, los cuerpos hifales desarrollan hifas debajo de la capa quitinosa del cuerpo y constituyen células esporógenas o conidióforos (conidiosporangióforos); estos, que son sencillos, atraviesan el tegumento del insecto y quedan expuestos al aire, formando grupos o capas bastante regulares, que algunos autores llaman himenios. Cada conidióforo desarrolla en su extremidad un conidio glóbuloso, con varios núcleos, y un tabique en su base que lo aísla del conidióforo (fig. 174). En este momento o un poco antes, las moscas mueren y sus cuerpos quedan pegados, por ejemplo, en los vidrios de las ventanas y en las paredes y techos de las casas, rodeados de un micelio blanquizco algodonoso, en el que están los conidióforos.

Cuando los conidios llegan a su madurez se desprenden violentamente y son lanzados a cierta distancia rodeados de una sustancia gelatinosa con la que se adhieren a los objetos en que caen. Si los conidios se ponen en contacto con el cuerpo de otra mosca, germinan, y esta es infectada, pero si caen en otro sitio forman una hifa que constituye un conidiosporangio con su respectivo conidio; este es lanzado y sigue el mismo proceso anterior, hasta que infecta a un hospedante o se agota la vitalidad del protoplasma.

No se ha observado reproducción sexual en *E. muscae*. En cambio, a partir de los cuerpos hifales se pueden formar brotes que al madurar adquieren el aspecto y estructura de cigosporas, y a los que se les llama acigosporas. Se piensa que dichos brotes son gametangios que se desarrollan por partenogénesis, por lo que también se denominan **partenosporas**; probablemente tienen la misma función que las cigosporas (esporas de resistencia, que por su pared gruesa son capaces de resistir condiciones adversas del medio, principalmente las del invierno).

En otras especies de *Entomophthora* se ha observado reproducción sexual, con formación de gametangios y cigosporas, de manera similar a los de los Mucorales, aunque variando en detalles característicos del grupo; por ejemplo, en *E. sepulchralis*, las células de los cuerpos hifales funcionan como gametangios; al fusionarse dos de estas células, llamadas células de fusión, muy semejantes por su forma (isogametangios), en el punto de unión de ambos gametangios, o bien en la parte lateral de uno de ellos, originan una protuberancia o gema que se transforma en cigospora (cigosporangio).

En el orden Entomophthorales, que comprende una sola familia Entomophthoraceae), el género Entomophthora es el más extenso, pues es el que incluye mayor número de especies, todas parásitas de insectos muy diversos. *E. fumosa* y *E. grylli* son de particular importancia porque parasitan y ocasionan la muerte a la chinche harinosa del naranjo (*Pseudococcus citri*); al infectar estos insectos, invade su cuerpo y desarrolla un micelio de hifas gruesas que se fragmentan en cuerpos hifales; en estos se producen conidios o se forman gametangios que al unirse dan origen a cigosporas. *E. grylli* es a veces abundante en algunas llanuras de los Estados Unidos, donde ocasiona la muerte de gran número de ortópteros (grillos y chapulines). En tiempo húmedo, el abdomen de estos insectos se nota cubierto por zonas de conidióforos que emergen entre los segmentos; en la parte interna del cuerpo se producen bastantes acigosporas.

Otros Entomophthorales frecuentes, saprobios o parásitos, están incluidos en los géneros *Basidiobolus*, *Conidiobolus*, *Completoria* y *Massospora*.

Basidiobolus, cuyas especies son casi siempre saprobias en humus y excrementos de anfibios y reptiles, se caracteriza porque los conidios, al germinar, se transforman en esporangios (esporangíolos), unisporados o plurisporados. Los cigosporangios son incoloros o pocq coloreados y presentan dos picos o protuberancias laterales característicos de este género, que algunos autores consideran en una familia aparte (Basidiobolaceae).

B. ranarum es la especie más conocida; su micelio se desarrolla como saprobio en excrementos de ranas, lagartijas y salamandras. Forma conidióforos largos, delgados y fototrópicos. Parece ser que los conidios son tomados por las abejas, las que a su vez son devoradas por ranas y lagartijas, en cuyo aparato digestivo quedan libres los conidios que forman aplanosporas y estas se reproducen por fisión. Las aplanosporas salen con los excrementos, germinan en los mismos y forman nuevos micelios, que se vuelven septados al madurar o envejecer pero no se fragmentan. En muchas especies los conidios se desprenden en forma pasiva, por ejemplo en *B. haptosporus*, que está registrada como patógena del hombre, al que ocasiona micosis subcutáneas. En *B. microsporus* los conidios son lisos, casi incoloros, y desde el ápice del conidióforo (vesícula subesporangial) son lanzados en forma activa, como proyectiles; dichos conidios, una vez desprendidos, se dividen endógenamente, por partición múltiple, en muchas células, cada una de las cuales produce microsporas exógenas (microconidios) sobre conidióforos columnares cortos, de cuyo extremo se desprenden dichas esporas en forma pasiva. La división de los conidios en esta última especie demuestra

Figura 113. Ciclo de vida de *Rhizopus nigricans* (Zygomycetes).

A-D, **A1-D1.** Fase de reproducción asexual de dos micelios haploides, fisiológicamente distintos (+ y —), en la que las hifas somáticas producen estolones aéreos que desarrollan rizoides en ciertos puntos. Directamente arriba de los rizoides se producen los esporangióforos con los esporangios. Las esporas, que son liberadas cuando la pared del esporangio se desintegra, germinan para formar las hifas somáticas. **E-K.** En la fase de reproducción sexual, las hifas compatibles, + y —, que se comportan como gametangios, se fusionan para formar el cigosporangio, el cual contiene a la cigospora con núcleos diploides. Al tiempo de la germinación del cigosporangio ocurre la meiosis y de la cigospora emerge un esporangióforo con un esporangio en la punta. Las esporas, que en este último tipo de esporangio pueden ser todas +, todas —, o estar mezcladas, germinan y se desarrollan en hifas somáticas haploides, con los correspondientes tipos de compatibilidad sexual.

Figuras 114-122. Zygomycetes.

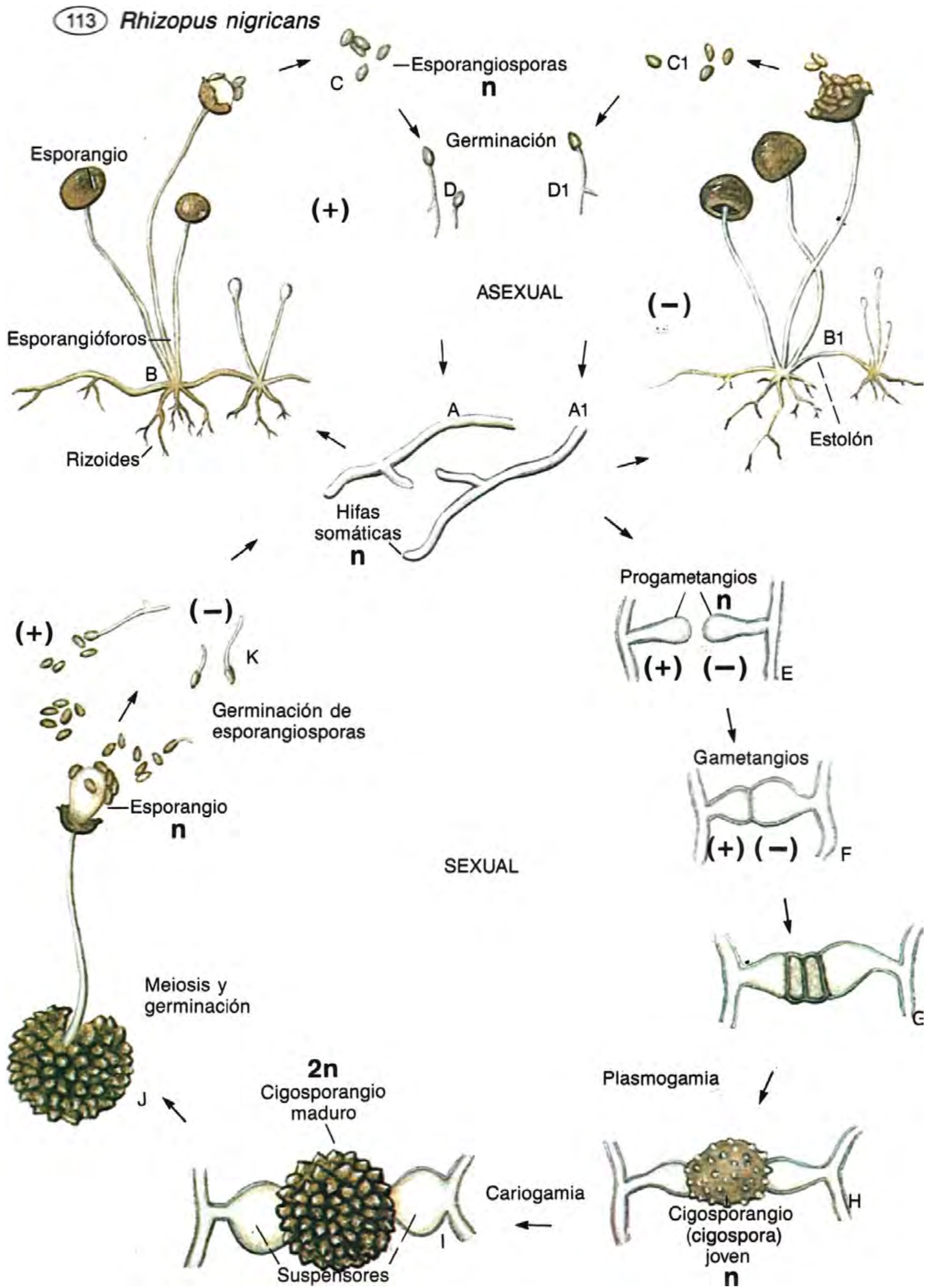
114. Esporangióforo de *Absidia spinosa* con la columela expuesta debido a la desintegración de la pared del esporangio, x 280. **115.** Cigosporangio de *A. spinosa* parcialmente cubierto por los apéndices que se originan del suspensor mayor, x 200. **116.** Esporangióforo de *Circinella umbellata* con un racimo terminal de esporangios, x 200. **117.** Esporangio de *Mucor mucedo* con cristales espiniformes de oxalato de calcio incrustados en la pared, x 1000. **118.** Cultivo de dos cepas compatibles sexualmente (+ y —) de *Mucor hiemalis*; en la banda oscura del centro se encuentran los cigosporangios, formados por copulación gametangial, x 0.8. **119.** Cigosporangio joven de *M. hiemalis* entre los suspensores + y —, x 200. **120.** Esporangióforo con esporangio de *M. hiemalis* x 200. **121.** Cigosporangios de *M. hiemalis*, x 200. **122.** Detalle de la ornamentación de la pared de un cigosporangio de *M. hiemalis*, x 400.

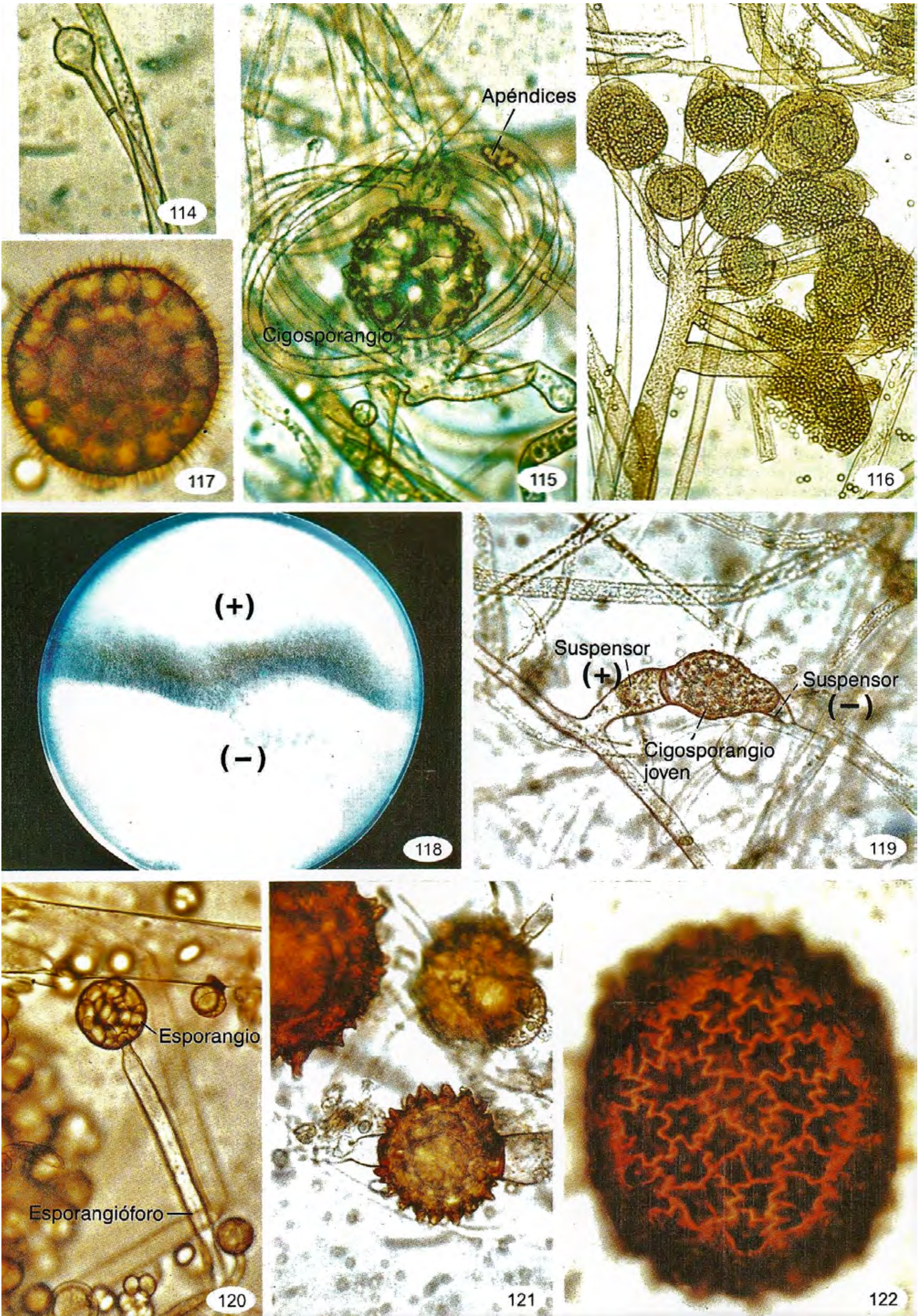
Figuras 123-135. Zygomycetes.

123. Esporangióforos con esporangios de *Mucor racemosus*, x 640. **124.** Esporangio de *M. racemosus*, con la pared incrustada con pequeños cristales espiniformes, x 1000. **125.** Esporas de *M. racemosus*, x 1000. **126- 128.** Clamidosporas terminal, intercalar y germinando, respectivamente, de *M. racemosus*, x 640. **129.** Columela de *Mucor spinosus*, expuesta por la desintegración de la pared del esporangio; nótese una espora sobre el collar en la base de la columela, x 1500. **130.** Fusión (flecha) de gametangios de *Rhizomucor* (*Mucor*) *miehei*, x 1500. **131.** Cigosporangio de *Rh. miehei* entre los dos suspensores, x 1500. **132.** Fusión de cuatro pares de gametangios, y un cigosporangio joven, de *Phycomyces nitens*; el cigosporangio se encuentra cubierto parcialmente por los apéndices que se originan de ambos suspensores, x 50. **133.** Esporangióforos de *Ph. nitens* en agar, x 0.5. **134-135.** Cigosporangios, joven y maduro, de *Ph. nitens*, con apéndices en los suspensores, x 100.

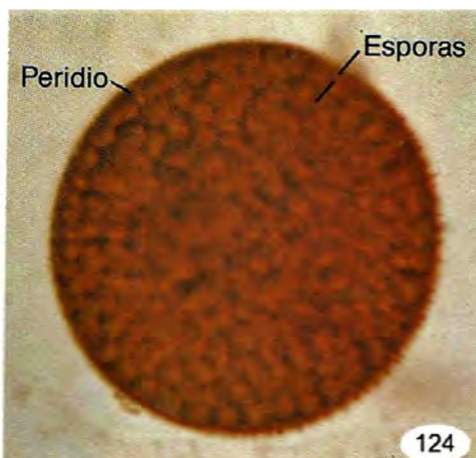
Figuras 136-140. Esporangióforos de *Phycomyces blakesleanus* (Zygomycetes) con esporangios en diversas etapas de desarrollo.

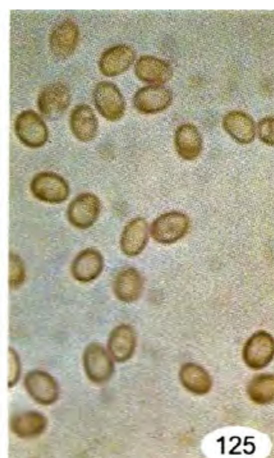
136-137. Esporangios jóvenes y esporangios maduros, x 6. **138.** Esporangio joven, x 10. **139.** Esporangios maduros, x 25. **140.** Esporangios joven y maduro, x 25.


113 Rhizopus nigricans
Esporangiosporas
n
C
C1
Germinación
D
D1
Esporangio
(+)
ASEXUAL
(−)
Esporangióforos
B
B1
A
A1
Rizoides
Estolón
Hifas
somáticas
n
Progametangios
n
(+) (−)
E
(+)
(−)
K
Germinación de
esporangiosporas
Gametangios
Esporangio
n
(+) (−)
F
SEXUAL
G
Meiosis y
germinación
2n
Cigosporangio
maduro
J
Plasmogamia
Cariogamia
H
I
Suspensores
Cigosporangio
(cigospora)
joven
n

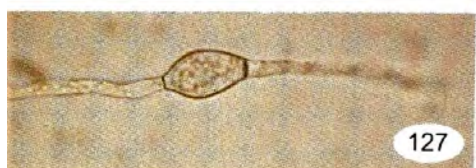

114
Apéndices
Cigosporangio
115
116
117
(+)
(−)
118
Suspensor
(+)
Suspensor
(−)
Cigosporangio
joven
119
Esporangio
Esporangióforo
120
121
122

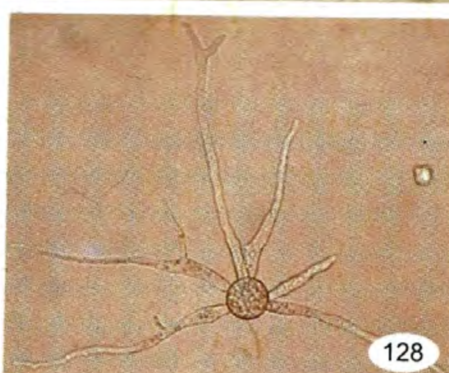

Esporangios
Esporangióforos
123

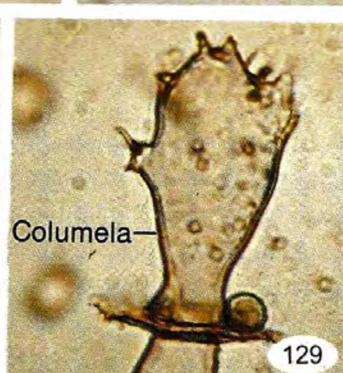

Peridio
Esporas
124

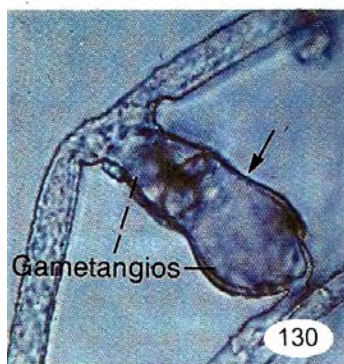

125


126

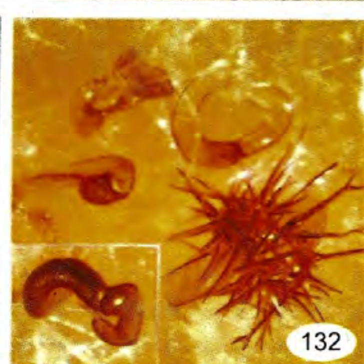

127


128


Columela
129


Gametangios
130


Cigosporangio
131


132


133


Apéndices
Suspensor
134


Cigosporangio
135

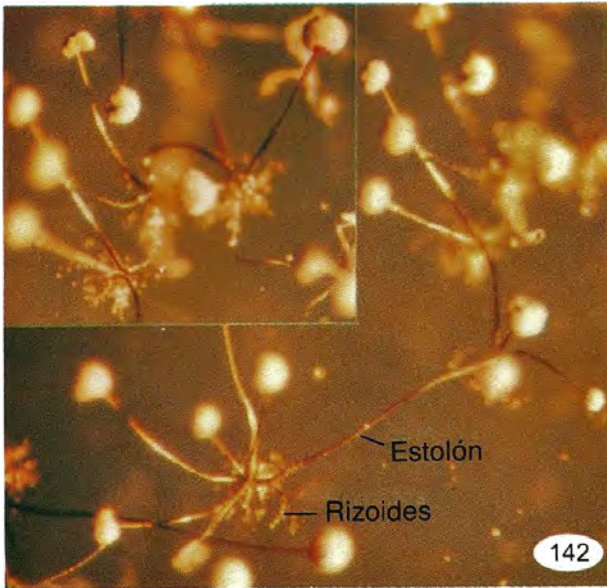

136

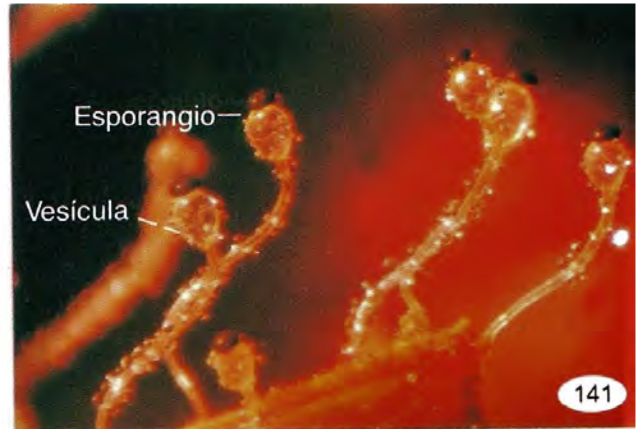

137


138

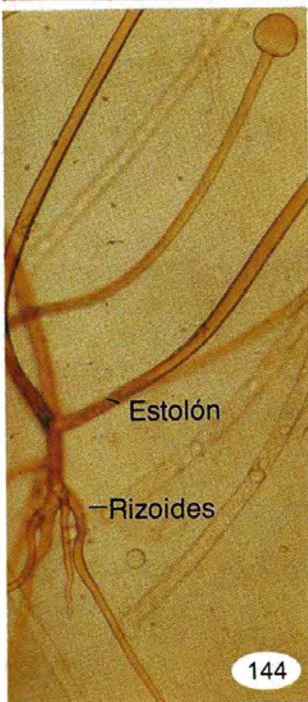

139


140


Estolón
Rizoides
142

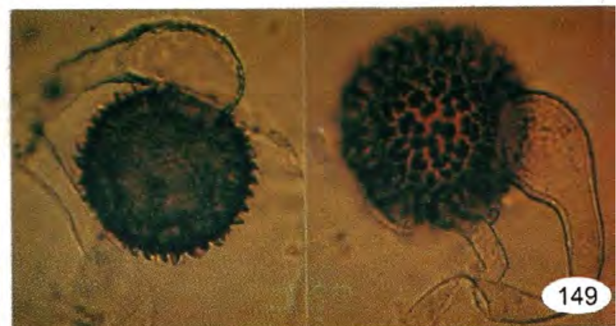

Esporangio
Vesícula
141


Rizoides
143


Estolón
Rizoides
144


Apófisis
145

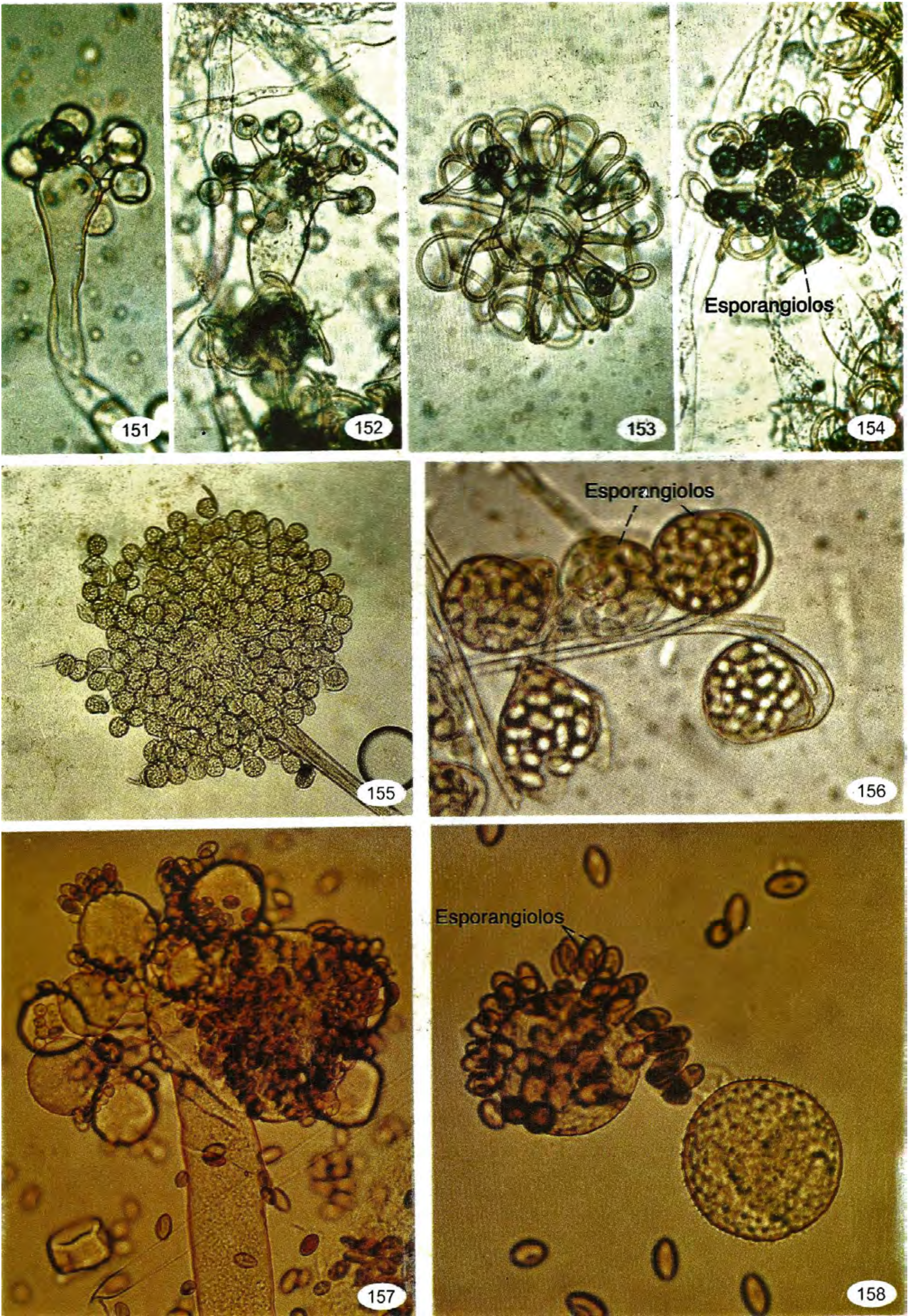

146

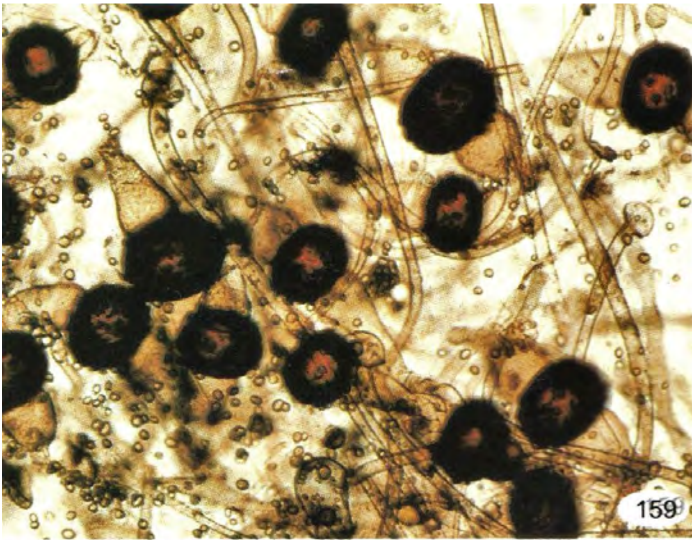

149


147


148


Esporangiolos
150

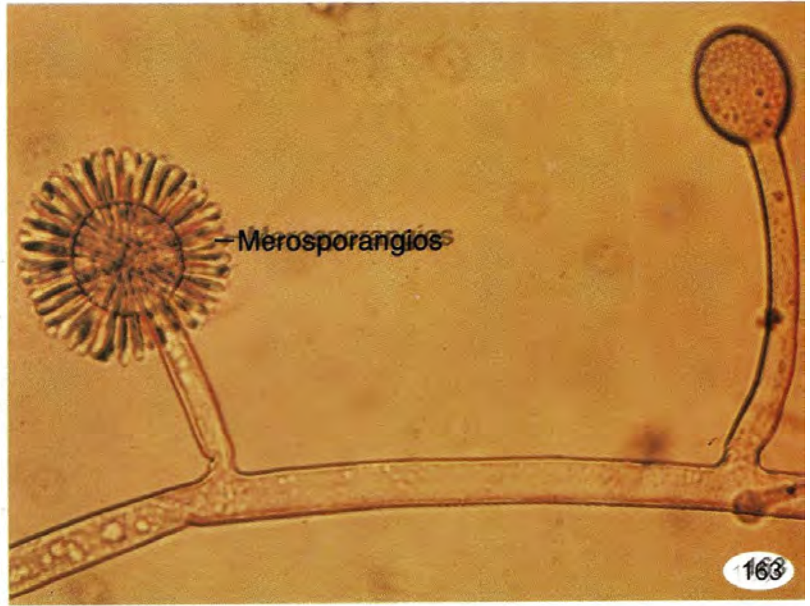

Esporangiolos
151
152
153
154
Esporangiolos
155
156
Esporangiolos
157
158


159


160

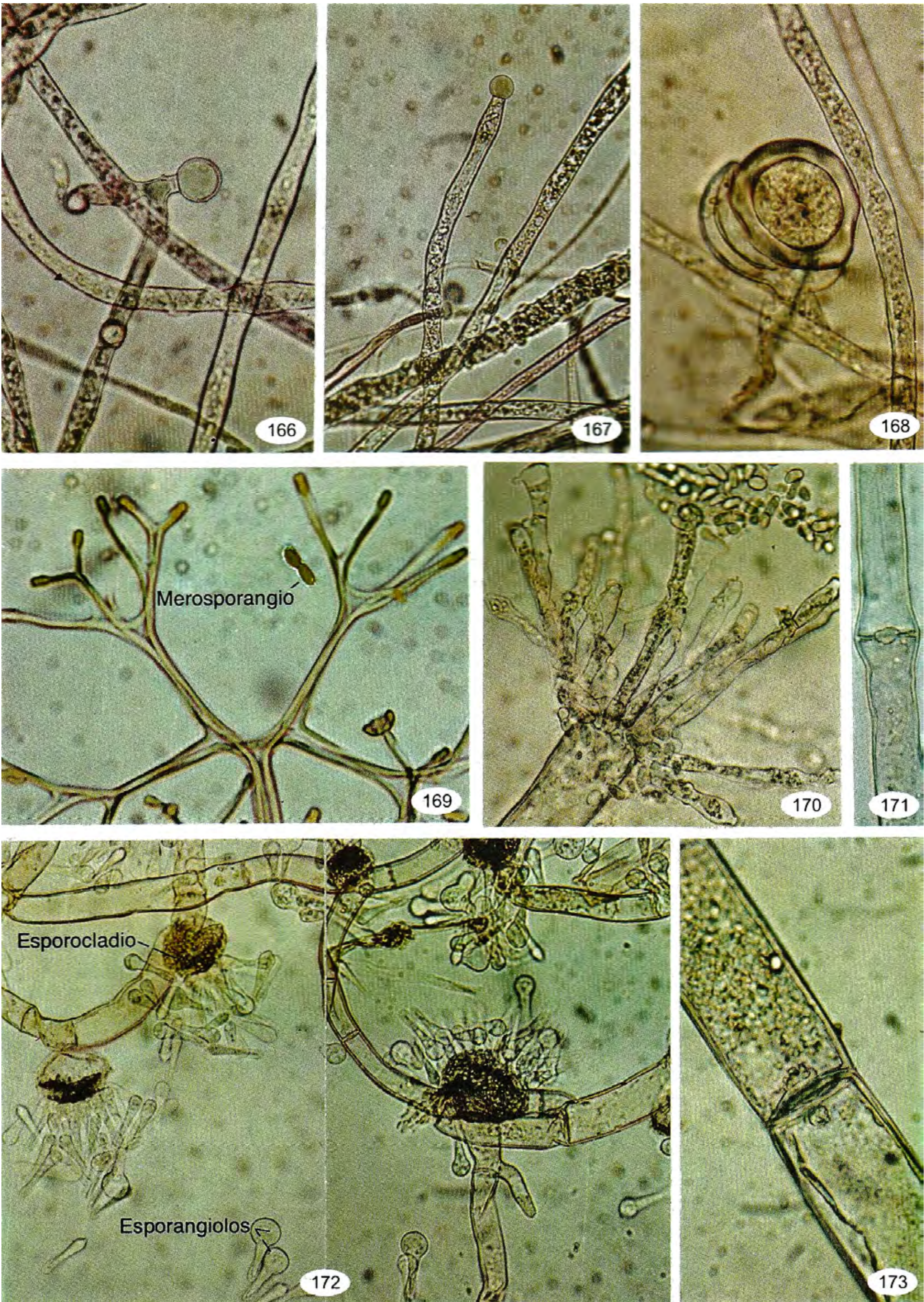

161


Esporangiolos
162


Merosporangios
163


164


Esporas
165


166
167
168
Merosporangio
169
170
171
Esporocladio
Esporangiolos
172
173

Figuras 141-150. Zygomycetes.

141. Esporangióforos con esporangios de *Pilobolus kleinii*, x 25. **142.** Esporangióforos con esporangios de *Rhizopus nigricans*, originándose opuestamente a los rizoides, y estos últimos conectados por los estolones, x 10. **143.** Rizoides de *Rh. nigricans*, x 100. **144-148.** Estructuras de *Rhizopus arrhizus*. **144.** Estolones, rizoides y esporangióforo con esporangio joven, x 50. **145.** Esporangióforo con esporangio joven, x 150. **146.** Esporangióforo con columela terminal, expuesta por la desintegración de la pared del esporangio maduro, x 200. **147.** Esporangio maduro con la pared espinosa; la columela se nota en el interior, x 200. **148.** Esporas, x 1000. **149.** Cigosporangios de *Zygorhynchus vuilleminii* sostenidos por dos suspensores desiguales en tamaño, x 500. **150.** Esporangióforo de *Thamnidium elegans* con esporangíolos, x 500.

Figuras 151-158. Zygomycetes.

151-154. Etapas del desarrollo de los esporangíolos de *Cokeromyces recurvatus*, x 500. **155.** Esporangióforo de *Helicostylum piriforme* con un racimo terminal de esporangíolos, x 150. **156.** Esporangíolos de *H. piriforme*, x 1000. **157.** Esporangióforo de *Choanephora cucurbitarum*, con una vesícula terminal central, de la cual se originan radialmente unas vesículas secundarias que producen esporangíolos unisporados ("conidios"), x 375. **158.** Vesículas desprendidas de *Ch. cucurbitarum*, una con esporangíolos unisporados y otra ya sin ellos; también se ven esporangíolos sueltos, x 400.

Figuras 159-165. Zygomycetes.

159-160. Cigosporangios con suspensores de *Gilbertella persicaria*, x 200 y x 250. **161.** Esporangióforo de *Cunninghamella echinulata*, con una vesícula terminal ya desprovista de esporangíolos unisporados ("conidios"), y verticilos intercalares de vesículas productoras de esporangíolos unisporados, x 40. **162.** Vesículas de *C. echinulata* con esporangíolos equinulados, x 640. **163-165.** Esporangióforos de *Syncephalastrum racemosum*. **163.** Cabeza con esporangíolos producidos radialmente, cada uno de ellos con una hilera de esporas en el interior (merosporangios), y esporangióforo joven a la derecha, x 375. **164.** Cabezas con merosporangios, x 3315. **165.** Cabeza con merosporangios; nótense las esporas en el interior, x 1500.

Figuras 166-173. Zygomycetes.

166-168. Estructuras de *Mortierella ramanniana*. **166.** Clamidospora sobre un pedicelo corto (estilospora), x 600. **167.** Clamidospora sobre una hifa más larga, x 600. **168.** Cigosporangio cubierto por una capa gruesa, x 600. **169.** Esporangióforo con merosporangios bisporados de *Piptocephalis lepidula*, x 1600. **170-171.** Estructuras de *Dimargaris cristalligena*. **170.** Esporangióforo con ramas terminales de merosporangios, x 1000. **171.** Tapón biconvexo en el septo de una hifa, x 1000. **172-173.** Estructuras de *Linderina pennispora*. **172.** Esporocladios con fiálides productoras de esporangíolos unisporados, x 1000. **173.** Tapón biconvexo en el septo de una hifa, x 2000.

que dichas estructuras, en los Entomophthorales, son esporangios que han evolucionado hasta formar esporangíolos unisporados (conidiosporangios).

Conidiobolus incluye especies saprobias o parásitas en cuerpos fructíferos de los hongos basidiomicetes del género *Auricularia*, en protalos de helechos y en insectos. En cultivo, el micelio tiende a fragmentarse en cuerpos hifales o se divide en segmentos multinucleados. Uno de los caracteres esenciales que distinguen a este género de los demás es que sus gametangios masculinos son generalmente de tamaño distinto al de los gametangios femeninos (heterogametangia); en el momento de la fecundación el protoplasma del gametangio masculino (casi siempre pequeño) pasa a través de un poro al gametangio femenino (por lo común relativamente grande) y en este se forma la cigospora (cigosporangio). También pueden formarse acigosporas (acigosporangios). En *C. thromboides* (figs. 175-179) se ilustran algunas de las estructuras antes mencionadas. *C. coronatus* (=*C. villosus* o *Entomophthora coronata*) produce esporas o conidios primarios y secundarios. Ambos son lanzados con violencia desde sus conidióforos o células esporógenas. Los conidios primarios (macroconidios) son vellosos (presentan finos pelos en la superficie) y tienen carácter de esporas de resistencia; al germinar forman proyecciones o apéndices cilíndricos radiales que son células esporógenas (microconidióforos), en cuyos extremos se producen conidios secundarios (microconidios).

Completoria comprende una sola especie, *C. complens*, que vive como parásita de protalos de varios tipos de helechos, en los que forma manchas morenas. El micelio es intracelular y está formado por penachos de hifas cortas y gruesas, confinadas a una sola célula, o extendidas a varias. Se pueden formar cuerpos hifales y acigosporas. Los conidióforos con sus conidios emergen de los protalos.

Massospora se caracteriza porque forma conidióforos en el interior del cuerpo del hospedante, sus conidios tienen una pared rugosa y las paredes de las acigosporas son reticuladas. La única especie conocida, *M. cicadina*, parasita al insecto llamado cigarra americana (*Magicicada septendecium*). La infección se establece en los segmentos posteriores del cuerpo, a los que ocasiona una progresiva destrucción, aunque no la muerte del insecto. Los segmentos infectados se separan conforme se desintegran y entonces quedan libres los conidios. El canibalismo que existe en estos insectos contribuye a la dispersión de la infección.

Algunas especies de entomoftorales han sido utilizadas, o potencialmente pueden ser aplicadas, en el control biológico de diversos insectos que ocasionan plagas a plantas cultivadas de importancia económica, con resultados variables, a veces satisfactorios, pero en algunos casos, como el de Conidiobolus; aunque pueden obtenerse resultados positivos para el control de las mencionadas plagas, su uso no es recomendable, debido al peligro de su patogenicidad en ciertos mamíferos domésticos y aun en el hombre.

Orden Zoopagales

Los representantes de este orden son considerados en posición taxonómica diferente según los autores, de manera que en algunos casos son tratados como una familia (Zoopagaceae) dentro del orden Entomophthorales; por otra parte, la familia Piptocephalidaceae, así como otros Mucorales, por ejemplo *Syncephalis* (colocado por unos autores en la familia Choanephoraceae y por otros en la familia Helicocephalidaceae) y varios Entomophthorales, quedan incluidos en el orden Zoopagales en ciertos esquemas de clasificación. A veces también se añaden a este último orden las familias que integran la clase Trichomycetes, o por lo menos algunos de los representantes de dicha clase.

En este libro serán consideradas dos familias del orden Zoopagales, cuyas especies (alrededor de 65) viven a expensas de protozoarios (amebas y otros rizópodos), de nemátodos de vida libre, de rotíferos y de otros invertebrados pequeños, ya sea como depredadoras (familia Zoopagaceae) o como parásitas (familia Cochlonemaceae), en el suelo, entre restos vegetales en descomposición y en el agua. La mayoría de dichas especies (las depredadoras ectoparásitas) forman micelios cuyas hifas carecen de septos; algunas hifas penetran parcialmente al hospedante y forman haustorios. Otras especies (las endoparásitas o endobióticas) adoptan diversas formas; por ejemplo, originan dentro del hospedante hifas cortas y gruesas, sencillas y ramificadas, enrolladas en espiral; las espiras de este talo pueden desenrollarse bruscamente quedando libres del hospedante, al que dañan debido a este fenómeno. Solo ocasionalmente, como sucede en algunas especies endobióticas parásitas de nemátodos, las del género *Euryancale*, el hongo desarrolla un micelio no septado en el interior del hospedante.

La reproducción asexual se efectúa por esporas denominadas conidios que, en general, pueden ser interpretados como conidiosporangios. Las mencionadas esporas se desprenden en forma pasiva y no forman esporas secundarias. En algunos casos no se forman conidios, sólo clamidosporas intercalares.

La reproducción sexual (aún no observada en muchas especies) se realiza por gametangios en forma de clava, semejantes o desiguales (isógama o anisógama), que se originan en células hifales especiales que actúan como gametas y que emergen de los restos del hospedante. Los gametangios, al fusionarse, dan origen a cigosporas (cigosporangios) pequeñas, esféricas, lisas o cubiertas por verrugas hemisféricas o cilíndricas. No se conoce bien la forma en que los hongos depredadores capturan a sus presas en movimiento (amebas o nemátodos terrestres). Si se considera que sólo este tipo de presas se pega a las hifas del hongo, en un medio muy húmedo o acuoso, puede suponerse que una reacción de aglutinación, semejante a la de un antígeno con su correspondiente anticuerpo, pudiera ser la causa de la especificidad en el fenómeno de captura de las presas, pues la adhesión presa-hongo es la primera etapa de dicho fenómeno; después, en el punto de adhesión de los dos organismos, la hifa del hongo emite finas hifas hacia el interior del hospe-

dante, donde se ramifican y constituyen hifas de absorción que toman las sustancias nutritivas para beneficio del talo del hongo, hasta que el hospedante muere. En varios casos, las especies parecen tener especificidad respecto a sus hospedantes y, en su mayor parte, son depredadoras o parásitas estrictas, aunque ocasionalmente son saprobias.

Algunos ejemplos de la familia Zoopagaceae son: *Zoopage*, que presenta conidios dispuestos en cadenas sobre cortas proyecciones de las hifas vegetativas; *Z. thamnospira*, depredador de amebas de vida libre, forma haustorios inflados; *Stylopage* forma conidios aislados o en grupos sobre conidióforos erectos; *S. haploe* también es depredador de amebas de vida libre, dentro de las que forma haustorios pedicelados; *S. grandis* es depredador de nemátodos a los que atrapa con hifas adhesivas que secretan una sustancia pegajosa.

Ejemplos de la familia Cochlonemaceae:

Cochlonema forma un talo enrollado sencillo o ramificado. *C. verrucosum* es endoparásito de amebas de vida libre; forma cadenas de conidios fusiformes.

Bdellospora y *Amoebophilus* son géneros monotípicos (cada uno con una sola especie) ectoparásitos de amebas. *B. helicoides* produce conidios infectantes que crecen para formar un talo en forma de limón en la parte externa del hospedante, el cual le proporciona nutrimentos mediante un sistema de haustorios del hongo. En *A. sicyosporus* los conidios infectantes funcionan como talos, pues estos no aumentan de tamaño sino que forman yemas aisladas o en cortas cadenas. Además, al germinar dichos conidios dan origen a un sistema de haustorios que penetran en el hospedante, del cual toman sus materiales nutritivos.

CLASE TRICHOMYCETES

Esta clase tiene relaciones filogenéticas mal definidas, pues comprende especies con estructuras reproductoras desnudas, o bien con esporas de varios tipos, pero siempre con pared celular definida, como las células vegetativas o miceliales, cuya pared celular está compuesta fundamentalmente de polímeros de galactosamina y galactosa, lo que parece ser un tipo exclusivo de composición química entre las categorías de paredes celulares de los hongos.

Fue propuesta en fecha relativamente reciente (1948), aunque algunos de sus representantes (*Eccrinales*, y en particular *Enterobryus*) fueron descritos desde mediados del siglo pasado. Comprende especies comunes en la naturaleza, que viven asociadas de manera obligada con artrópodos, en la mayoría de los casos acuáticos dulceacuícolas o marinos, pero también con algunos terrestres. Dichas especies se desarrollan como endozoicas estrictas en el tubo digestivo de sus hospedantes (insectos, crustáceos, miriápodos), y excepcionalmente como epizoicas (*Amoebidium*), adheridas a ellos externamente. Sólo algunas especies (*Amoebidium*, *Smittium*) han podido ser cultivadas en el laboratorio en forma axénica. El tipo de asociación de estos hongos con sus hospedantes ha sido interpretado de diversas maneras (comensalismo, parasitismo, simbiosis o mutualismo).

El talo es filamentoso, de extensión limitada, sencillo o ramificado, cenocítico o septado; cuando presenta septos, estos están perforados en la parte central, aunque presentan un tapón biconvexo o biumbonado que obstruye la perforación de cada septo, como sucede en algunos cigomicetes antes descritos, de las familias Dimargaritaceae y Kickxellaceae. Dicho talo puede ser holocárpico, pero en la mayoría de los casos es eucárpico y está adherido, por medio de una célula basal o de sostén, al forro quitinoso del intestino posterior de los hospedantes, de manera que no penetra ninguna estructura del hongo a las células de estos últimos; por tanto, el hongo toma parte de los alimentos que no fueron asimilados por los artrópodos y que van a .constituir los excrementos de estos.

Según lo indicado, los tricomicetes son generalmente organismos comensales coprófilos que no dañan a sus hospedantes y que, probablemente, por el contrario, pueden beneficiarlos en alguna forma aún no conocida, aunque también puede considerarse que las especies de hongos alojadas en las partes más profundas del intestino posterior toman sustancias que aún podrían ser utilizadas por sus hospedantes, y que además, en algunos casos, quizá produzcan sustancias dañinas para los artrópodos con los que están asociadas, caso en el que actuarían como parásitas.

La reproducción asexual es por células ameboides, artrosporas, esporangiosporas y **tricosporas**. Estas últimas son esporas peculiares exclusivas de un orden de tricomicetes (Harpellales); se caracterizan por su formación exógena y por presentar de uno a varios apéndices basales filiformes (pelos) o flageliformes, pero siempre pasivos, es decir no locomotores.

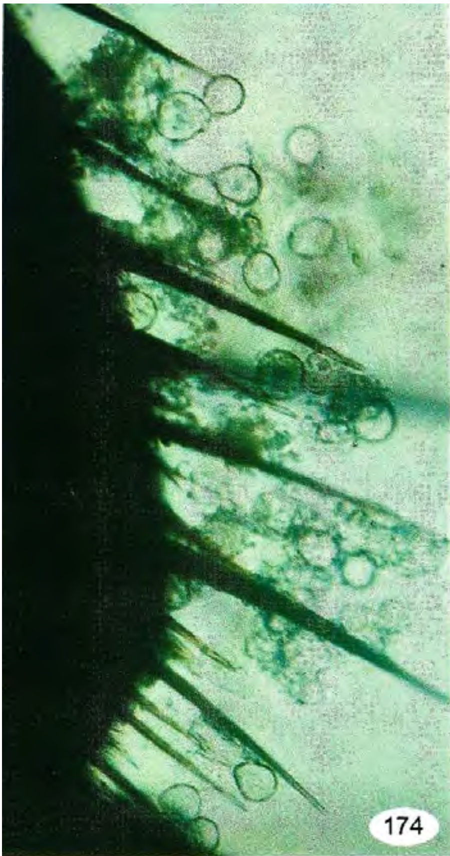
Las tricosporas son interpretadas por algunos autores como esporangíolos dehiscentes, unisporados y uninucleados, que son transmitidos fácilmente de un artrópodo infectado a otro sano, cuando la muda del primero queda con el tricomicete adherido sobre la parte quitinosa del intestino posterior, la cual también se desprende con la muda, y las tricosporas quedan entrelazadas por medio de los apéndices mencionados en el sustrato donde habitan otros hospedantes.

Todo el talo puede transformarse en esporangio (**holocarpia**) como sucede sólo en el orden Amoebidiales; o bien, en la mayoría de los casos, las estructuras reproductoras se desarrollan en una parte determinada del talo quedando el resto del mismo en su estado vegetativo (**eucarpia**).

La reproducción sexual se efectúa por medio de cigosporas (observadas sólo en representantes del orden Harpellales), que se forman en ramas especializadas de las hifas llamadas **cigosporóforos**, que generalmente se originan de uno de los dos gametangios

Figuras 174-179. Zygomycetes -Trichomycetes.

174. Esporas (esporangios unisporados o "conidios") de *Entomophthora muscae* en la pata de una mosca doméstica, x 160. **175-178.** Estructuras de *Conidiobolus thromboides*. **175.** Micelio, x 120. **176.** Esporas y fragmentos de micelio (cuerpos hifales), x 120. **177.** Cuerpos hifales, uno de ellos germinando para producir una espora en la punta, y una espora suelta, x 600. **178.** Espora germinando, x 600. **179.** Talo de *Smittium* sp. con tricosporas, x 80.


174


175


176


177


178


Tricosporas
179

o excepcionalmente del tubo de conjugación que se establece entre estos últimos.

Los tricomicetes parecen ser heterotálicos, aunque hay algunos, como *Stipella vigilans* y *Genistellospora homothallica*, que son homotálicos. Los detalles de la conjugación aún no han sido precisados, por lo que la reproducción sexual de dichos hongos está por ser investigada y confirmada; por este motivo, ciertos autores prefieren utilizar el término de esporas de latencia en lugar de cigosporas.

No se puede asegurar que los tricomicetes constituyan un grupo homogéneo, si se considera que hay diferencias importantes entre los cuatro órdenes que comprende la clase en la que están incluidos. Parecen tener afinidades con los cigomicetes debido a la ausencia de zoosporas en todos los casos y a la formación de cigosporas en varias especies de tricomicetes después de un proceso de gametangia. No obstante, en la mayoría de las especies de este grupo, que forman dichas esporas, aún no se conocen los detalles del proceso sexual en sus aspectos citológicos, por ejemplo el comportamiento de los núcleos durante la conjugación, motivo por el cual se recomienda dar la denominación de esporas de latencia a las llamadas cigosporas de la mayoría de los tricomicetes, mientras no haya nuevas investigaciones que aclaren las peculiaridades de su formación y origen, pues es posible que dichas esporas sean estructuras análogas y no homólogas a las cigosporas de los cigomicetes, es decir, que estos últimos y los tricomicetes quizá no procedieron de un ancestro común, sino que su parentesco es más lejano de lo que parece. Otros caracteres que refuerzan esta posibilidad es la ausencia de quitina en las paredes celulares de los tricomicetes y la producción de células móviles ameboides en los representantes más primitivos de estos últimos (Amoebidiales), los que pudieron haber tenido, igual que los mixomicotas primitivos (Acrasiomycetes), ancestros relacionados con amebas de vida libre, del grupo de los protozoarios rizópodos.

Los tricomicetes comprenden cuatro órdenes, delimitados según la morfología del talo y las modalidades de la reproducción: Amoebidiales, Eccrinales, Asellariales y Harpellales.

Orden Amoebidiales

Talo sencillo (no ramificado), cenocítico y holocárpico; produce, de manera endógena, esporas de pared rígida (endosporas) o células móviles ameboides. Los quistes de estas últimas, denominados **cistosporas**, así como las endosporas, al germinar dan origen a nuevos talos que se desarrollan sobre el exoesqueleto o en el intestino posterior de crustáceos o insectos acuáticos. Las cistosporas pueden transformarse en esporangios y, entonces, son las esporangiosporas las que originan nuevos talos. Comprende una sola familia (Amoebidiaceae) y dos géneros, *Amoebidium* y *Paramoebidium*.

En el género *Amoebidium* el talo es **epizoico** (**epizoito**) y produce tanto esporas de pared rígida como células ameboides, en tanto que en *Paramoebidium* el talo es **endozoico** (**endozoito**) sobre el forro quitinoso del intestino posterior del hospedante y no produce esporas de pared rígida, sólo origina en su interior células ameboides.

Amoebidium parasiticum tiene un talo sencillo, alargado, fusiforme, elíptico, falciforme o en forma de creciente lunar, epizoico, común sobre crustáceos de agua dulce (dáfnidos) y larvas de mosquitos; origina por holocarpia, según las circunstancias ambientales, esporas de pared rígida o amebas; estas se mantienen móviles durante algún tiempo sobre el hospedante, se enquistan al segregar sus correspondientes paredes celulares (cistosporas) y se transforman en cistosporangios o esporas de resistencia, que dividen su protoplasma en esporas de pared definida funcionando entonces como esporangios. Las esporas, al germinar, dan origen a nuevos talos.

Orden Eccrinales

Talo cenocítico, pero tabicado en las partes terminales, cuando las hifas van a formar elementos reproductores; sencillo, o ramificado sólo en la parte basal; forma esporangiosporas de pared delgada, a veces gruesa, uninucleadas, binucleadas o multinucleadas, generalmente una en cada esporangio, aunque en ocasiones este es multisporado; los esporangios son producidos en series terminales.

Los hospedantes son crustáceos (isópodos, anfípodos y decápodos), miriápodos, diplópodos e insectos. En ellos, los hongos se desarrollan en las partes anterior y posterior del intestino, o en una de ellas. Es el orden más numeroso en géneros y especies dentro de los tricomicetes; comprende tres familias y trece géneros.

La familia Palavasciaceae está representada por un solo género, *Palavascia*, en el cual el talo produce directamente un solo tipo de esporas, una en cada esporangio. Los esporangios están ordenados en una serie en el extremo del talo y germinan en el talo mismo antes de quedar libres.

En las otras dos familias, Parataeniellaceae y Eccrinaceae, las esporas sólo germinan hasta que se liberan del talo. La primera de estas familias comprende dos géneros, *Parataeniella* y *Lajassiella*, en los que el talo (holocárpico o eucárpico) se convierte de manera parcial o total en un esporangio multispórico. En el primer género, el esporangio produce esporas uninucleadas o binucleadas y el hospedante es un isópodo; en el segundo se forman esporas uninucleadas directamente, o bien, primero se originan en el esporangio células multinucleadas y estas se fragmentan en células uninucleadas que funcionan como esporas; por otra parte, los hospedantes de *Lajassiella* son larvas de coleópteros (escarabajos).

La familia Eccrinaceae es la más numerosa en géneros y especies dentro del orden. Al contrario de la familia Parataeniellaceae, los esporangios son siempre unispóricos y se producen en serie en la parte terminal del talo. Este es generalmente sencillo, a veces ramificado. Las esporas pueden ser uninucleadas, binucleadas o multinucleadas. Uno de los géneros más estudiados es *Enterobryus*.

Enterobryus presenta un talo sencillo, con soporte

o base de fijación conspicua, de forma discoidal o de copa invertida que se adhiere a manera de ventosa a las partes anterior y posterior del intestino del hospedante; las esporas son uninucleadas y multinucleadas, de pared delgada. Los hospedantes son generalmente miriápodos diplópodos (milpiés); por ejemplo, *E. spiralis* vive en el intestino posterior, cerca de la abertura anal, en los diplópodos *Julus pusillus* y *Spirobolus marginatus*, y *E. elegans* en crustáceos (cangrejos) y coleópteros (escarabajos acuáticos).

En el género *Ramacrinella*, al contrario del género anterior, el talo maduro se ramifica en la base. En otros géneros de la familia Eccrinaceae, el talo produce esporas de latencia de pared gruesa, además de las esporas de pared delgada; este es el caso de *Eccrinoides* y *Eccrinidus*; en el primero, las esporas de latencia maduras son uniloculares, en el segundo son biloculares; en ambos casos los hospedantes son miriápodos diplópodos. En otros géneros de la misma familia, también con esporas de latencia de pared gruesa, los hospedantes son crustáceos decápodos: en *Taeniella* un cangrejo; en *Arundinula* una jaiba o un cangrejo ermitaño. *Astreptonema locusta* (=*Eccrinella locusta*), la única especie de su género, tiene un talo sencillo encorvado en la base y produce esporas ovoides con dos o más núcleos; su hospedante es el crustáceo anfípodo llamado camaroncito de agua dulce (*Gammarus locusta*).

Orden Asellariales

Talo ramificado, con septos en las hifas vegetativas y en las reproductoras; eucárpico; forma artrosporas. No ha sido observada la reproducción sexual.

Los hospedantes son crustáceos isópodos o insectos (colémbolos y larvas de dípteros) en los que se desarrollan los hongos como endozoitos, sobre la superficie interna del intestino posterior. Comprende sólo la familia Asellariaceae y tres géneros.

Asellaria tiene un talo con una célula basal diferenciada, de sostén y fijación; dicha célula es ancha, lobulada, con evaginaciones o rizoides, y en ocasiones ramificada en su extremo distal. Los hospedantes son crustáceos isópodos.

En *Orchesellaria*, cuyos hospedantes son colémbolos, la célula basal del talo también está modificada, pues forma ramas pectinadas. Por el contrario, *Trichoceridium* tiene como hospedantes larvas de dípteros y presenta el talo con una célula basal de sostén poco modificada.

Orden Harpellales

Talo sencillo o ramificado, septado, eucárpico; forma tricosporas con uno o varios pelos o apéndices flageliformes y un collar angosto o ancho en la parte basal. En muchas especies se han observado cigosporas (esporas de latencia) planoconvexas o bicóncavas. Comprende organismos endozoicos, adheridos al intestino medio o posterior de insectos acuáticos, clasificados en varios géneros y distribuidos en dos familias: Harpellaceae y Genistellaceae. En la primera familia el talo es sencillo; en la segunda, ramificado.

Harpella melusinae (fam. Harpellaceae). Talo adherido al intestino medio de mosquitos simúlidos (*Simulium*). Las hifas vegetativas producen tricosporas cilíndricas, que al madurar se enrollan en espiral, y cada una de estas presenta cuatro apéndices filiformes con finas bandas transversales. Al unirse dos hifas de talos de distinto sexo se forma un brote que se convierte en célula suspensora (cigosporóforo) que se ensancha en su parte superior hasta que se diferencia una cigospora **pileiforme**; dicha cigospora queda separada, mediante un tabique transversal, del cigosporóforo que la sostiene.

Smittium (fam. Genistellaceae, fig. 179). Talo adherido al intestino posterior de larvas de mosquitos, algunos de estos importantes como vectores de enfermedades, por ejemplo, *Aedes aegypti*.

S. culisetae tiene como hospedantes larvas de mosquitos de la especie *Culiseta impatiens*. Forma un talo con ramas rectas terminales que producen series basípetas de tricosporas elipsoides; estas presentan un collar conspicuo y un solo apéndice largo, flageliforme, en la parte basal; este apéndice emerge de la célula de donde se originó, de manera que sólo puede ser observado en toda su longitud cuando la tricospora, que es dehiscente, se desprende de la célula generativa.

En *Genistella*, de la misma familia del género anterior, las tricosporas son ovoides y presentan de dos a cuatro apéndices filiformes de igual longitud; *G. ramosa*, por ejemplo, produce tricosporas con dos apéndices; además, la cigospora se une en sentido oblicuo al cigosporóforo, en tanto que en algunos géneros afines, como *Simuliomyces* (cuyos representantes viven en el intestino de mosquitos del género *Simulium*), la unión de la cigospora es perpendicular al cigosporóforo.

Capítulo 7

División Eumycota, II
Subdivisión Deuteromycotina. Deuteromicetes

INTRODUCCIÓN

La subdivisión Deuteromycotina comprende una gran cantidad de especies de hongos (unas 15,000) en las que la reproducción se realiza solamente por mecanismos asexuales o parasexuales. Debido a que los **deuteromicetes** aparentemente carecen de una fase de reproducción sexual, también llamada "perfecta", por lo común son denominados "hongos imperfectos" o, técnicamente, "Fungi Imperfecti". La subdivisión Deuteromycotina se encuentra dividida en tres clases, Blastomycetes, Hyphomycetes y Coelomycetes, cada una de las cuales es considerada con cierto detalle posteriormente en este capítulo.

Como la fase asexual o conidial de la mayoría de estos hongos es muy semejante a los estados conidiales de algunos ascomicetes bien conocidos, se ha considerado que, con algunas excepciones, los deuteromicetes representan los estados conidiales de ascomicetes que nunca desarrollan estados sexuales o ascógenos en condiciones naturales, o que raramente lo hacen y es dificil encontrarlos. En algunos casos los micólogos han encontrado los estados sexuales en la naturaleza, o han conseguido desarrollarlos en condiciones de cultivo en el laboratorio, mucho tiempo después de que los hongos fueron descritos como hongos imperfectos. En estos casos, los organismos pueden ser clasificados en los géneros de ascomicetes correspondientes, de acuerdo con las características del estado ascógeno. En otros casos, menos frecuentes, los estados sexuales encontrados han correspondido a géneros de basidiomicetes. Por lo anterior. se considera que los Deuteromycotina son los estados asexuales de ascomicetes, o más raramente de basidiomicetes, cuyos estados sexuales no han sido descubiertos o nunca han existido. Solamente en un número comparativamente pequeño de deuteromicetes se ha podido correlacionar el estado asexual con el sexual. Esto ha resultado en dos nombres para cada organismo cuyo estado conidial fue descubierto y descrito antes que su estado sexual; un nombre es el válido, que corresponde al estado sexual y que indica sus posibles relaciones filogenéticas, y el otro es un sinónimo que indica el tipo de conidios, o de estructuras de propagación no sexuales, que forma. Por ejemplo, *Mycosphaerella musicola*, el hongo que causa la enfermedad conocida como sigatoka amarilla del plátano, produce conidios filiformes multicelulares, sobre conidióforos geniculados. Como estas características corresponden al género *Cercospora*, es común referirse al estado asexual de *Mycosphaerella musicola* como *Cercospora musicola*, el binomio aplicado a este hongo antes de que se descubriera su estado sexual. Al igual que otros ascomicetes fitopatógenos, *M. musicola* produce sus ascocarpos menos frecuentemente y es mucho más probable encontrar el hongo en su estado conidial e identificarlo sin tener que esperar a que desarrolle su estado ascógeno. De acuerdo con las Reglas Internacionales de Nomenclatura Botánica, también usadas por los micólogos, un hongo sólo puede tener un nombre válido; consecuentemente, *M. musicola* es el nombre válido del hongo, pero debido a que *Cercospora* indica el tipo preciso de conidios producidos, los micólogos consideran más conveniente decir que *M. musicola* tiene un estado asexual en *Cercospora*, que describir los conidióforos y conidios con muchas palabras, y escriben el nombre del estado asexual entre paréntesis después del nombre válido: *Mycosphaerella musicola* (=*Cercospora musicola*). Esta práctica es de tan amplio uso que, a partir del Congreso Internacional de Botánica realizado en Estocolmo en 1950, es apropiado utilizar el nombre del estado conidial (el **anamorfo**), pero reconociendo que el nombre válido del organismo total (**holomorfo**) es el que corresponde a su estado sexual (el **teleomorfo**). De manera que, cuando uno se refiere al hongo que causa la sigatoka amarilla del plátano en general, o a su estado ascógeno en particular, se utiliza el nombre *Mycosphaerella musicola*, pero cuando se trata del estado conidial es conveniente, y ahora correcto, referirse al hongo como *Cercospora musicola*.

La inmensa mayoría de los hongos deuteromicetes es terrestre, aunque hay muchos acuáticos, tanto marinos como dulceacuícolas. La mayor parte de ellos son saprobios o parásitos débiles de plantas. Pocos son parásitos de otros hongos y algunos son destructores de nematodos y de otros pequeños animales. Muchos son de gran importancia por parasitar y causar enfermedades severas de plantas, animales y seres humanos. Para el hombre son de gran trascen-

dencia las actividades químicas de estos hongos, algunos de los cuales son utilizados en la producción industrial de diversas sustancias, incluyendo los antibióticos. Más adelante se dan ejemplos de muchas de estas actividades al tratar con algún grado de extensión los principales grupos y especies.

ESTRUCTURAS SOMÁTICAS

Con la excepción del talo unicelular o seudomicelial de los organismos incluidos en los Blastomycetes, es decir, las levaduras imperfectas, los Deuteromycotina típicamente forman un micelio bien desarrollado, septado y ramificado, con los compartimentos o células generalmente multinucleados. Los septos de las hifas en la mayoría de las especies son del tipo encontrado en los ascomicetes, con un poro central que permite el paso de núcleos y organelos citoplasmáticos de un compartimento a otro.

ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS

Exceptuando la familia Agonomycetaceae (antes considerada como el orden Mycelia sterilia) de la clase Hyphomycetes, cuyos representantes típicamente carecen de esporas de cualquier índole y sólo se propagan por **fragmentación** al azar del micelio vegetativo o por medio de esclerocios, todos los demás Deuteromycotina se reproducen por medio de esporas especiales conocidas como **conidios**. Un conidio es una espora asexual, no móvil, usualmente formada en el ápice o en la parte lateral de una célula fértil especializada llamada **célula conidiógena**. A diferencia de las esporas asexuales o esporangiosporas de los hongos inferiores, formadas de resultas de una partición progresiva del citoplasma, los conidios no se encuentran rodeados por una pared esporangial. En algunas especies de hongos imperfectos, los conidios pueden quedar embebidos en una matriz mucilaginosa, formando bolas de esporas sobre las células conidiógenas, pero aun en estos casos los conidios no se encuentran contenidos en una estructura con pared celular rígida o peridio como sucede con las esporas de los esporangios.

Dentro de los hongos imperfectos existe una inmensa variedad de tipos de conidios. Estos, que según las especies adoptan casi todas las formas imaginables, pueden ser esféricos, ovoides, elipsoidales, elongados, cilíndricos, filiformes, espiralados, estrellados o de otras formas. Además, pueden ser unicelulares o multicelulares, con septos transversales únicamente o con septos longitudinales además de los transversales. Los conidios también pueden ser hialinos o pigmentados, producidos individualmente o en grupos, secos o con una cubierta mucilaginosa que ocasiona la agrupación de este último tipo de conidios en pequeñas gotas. Los conidios que son producidos en cadenas (**catenulados**) pueden ser de dos tipos según las especies: cuando el conidio más viejo se encuentra en la punta de la cadena y el más joven está en la base de la misma, se dice que los conidios se forman en **sucesión basípeta**; si la condición es la opuesta, con el conidio más joven en la punta de la cadena, se le llama **sucesión conidial acrópeta**. Existen muy diversos modos de formación de conidios, que serán discutidos posteriormente en este capítulo.

Las células conidiógenas a partir de las cuales, o dentro de las cuales, se forman los conidios pueden ser morfológicamente similares a las células de las hifas somáticas o pueden presentar una apariencia diferente. Los conidióforos, que también pueden o no ser morfológicamente semejantes a las hifas somáticas, son hifas simples o ramificadas que se originan de las hifas somáticas, pero con una o más células conidiógenas que tienen la función especial de producir conidios. Los conidióforos pueden ser formados individualmente (figs. 18-19), agruparse en estructuras especializadas llamadas sinemas (fig. 20) y esporodoquios (fig. 24), o ser producidos en fructificaciones o esporóforos más complejos conocidos como acérvulos y picnidios (figs. 21-23).

Un **sinema**, también conocido como **coremio**, consiste en un paquete de conidióforos erectos, generalmente unidos en la base y en parte de su longitud. En algunas especies, el crecimiento del sinema es indeterminado y los conidios pueden ser producidos lateralmente a todo lo largo de los conidióforos del sinema, así como también en su parte apical; en otras especies el crecimiento es determinado, el ápice del sinema es la parte fértil y los conidios se originan de las células conidiógenas localizadas en las puntas de las ramas de los conidióforos. La parte basal de un sinema es generalmente estéril. Dependiendo de la especie, los sinemas pueden tener conidios secos o conidios embebidos en mucílago formando una gota en el ápice.

En un **esporodoquio**, los conidióforos se originan de un estroma central pulvinado, es decir, en forma de cojín, formando paquetes erectos generalmente más cortos que los de un sinema. En sustratos naturales los conidióforos generalmente errumpen a través de la corteza o de la epidermis, de manera que la parte estromática del esporodoquio, que puede ser escasa o muy extensa, se encuentra inmersa, mientras que la parte fértil está expuesta.

Un **acérvulo** es un esporóforo compuesto, típicamente plano o en forma de plato, de donde crecen conidióforos generalmente cortos que producen conidios embebidos en mucílago de diversos colores según la especie. Los conidióforos forman una empali-

zada y crecen a partir de una masa de hifas más o menos estromática que en condiciones naturales es producida bajo la cutícula o bajo la epidermis de hojas, tallos o frutos de plantas que sirven de hospedantes. Un acérvulo, que eventualmente se hace errumpente, es decir, que se abre paso a través de los tejidos del hospedante para asomar al exterior y dejar en libertad a los conidios, carece de una pared definida de origen fúngico, de un ostíolo y de alguna línea de dehiscencia definida. Sin embargo, en las condiciones artificiales de cultivo los acérvulos pueden ser confundidos con esporodoquios. Además, las especies de hongos que en condiciones naturales forman acérvulos no lo hacen en cultivo o desarrollan estructuras atípicas. En estos casos es difícil hacer la distinción entre esporodoquio y acérvulo. En condiciones naturales los acérvulos pueden tener o no cerdas oscuras pero su producción es a veces influida por el medio.

Un **picnidio** es una fructificación que, según las especies, es globosa o en forma de botella, a veces completamente cerrada, y que al madurar se rompe irregularmente, o puede tener un ostíolo (o hasta varios) a través del cual se liberan las esporas; puede poseer una papila o un cuello largo (**rostrado**) en la punta del cual se encuentra el ostíolo; los picnidios pueden variar mucho en tamaño, color y consistencia de la pared seudoparenquimatosa; pueden formarse en la superficie del sustrato o quedar parcial o totalmente embebidos en este; pueden desarrollarse directamente sobre el micelio laxo o estar contenidos parcial o completamente en un estroma; pueden tener o no cerdas rodeando el ostíolo o en otras partes del peridio, y pueden ser uniloculares (con una cavidad) o laberintiformes (con varias cavidades intercomunicadas). En cualquiera de los casos citados, los picnidios presentan su superficie interior forrada con los conidióforos, que pueden ser simples o ramificados. La mayoría de los picnidios son ostiolados y expulsan los conidios embebidos en un cirro, que es una masa mucilaginosa filiforme, higroscópica, que emerge a través del ostíolo.

Dependiendo del sustrato y del medio, una misma especie puede mostrar una intergradación considerable en algunas de las formas de esporóforos descritas, por lo que las mismas no pueden ser utilizadas como las únicas características en la clasificación de este tipo de hongos.

CLASIFICACIÓN

Los Deuteromycotina constituyen un grupo de hongos que no pueden ser clasificados fácilmente en los sistemas de clasificación naturales, basados principalmente en los caracteres del estado sexual. Integran una categoría taxonómica artificial, puesto que las especies con estados conidiales semejantes morfológicamente son colocadas en géneros que no por fuerza tienen estados sexuales (cuando estos se conocen) lo suficientemente parecidos para pertenecer a los mismos géneros de Ascomycotina o Basidiomycotina. Por ejemplo, hay especies del género *Gloeosporium* que tienen estados sexuales pertenecientes a los géneros *Glomerella*, *Gnomonia*, *Pseudopeziza* y *Elsinoe* (ascomicetes). Por el contrario, un mismo género de Ascomycotina o Basidiomycotina, que incluye especies con estados sexuales parecidos, puede contener especies con diversas formas conidiales que corresponden a muy diferentes géneros de Deuteromycotina; por ejemplo, los estados conidiales en el género *Ceratocystis* pertenecen a los géneros *Chalara*, *Thielaviopsis* y *Chalaropsis*, entre otros. De estos ejemplos se puede ver que los géneros de Deuteromycotina incluyen organismos morfológicamente relacionados, con conidióforos, conidios y esporóforos similares, pero que no están necesariamente relacionados desde el punto de vista filogenético. Por esto los micólogos denominan a los grupos taxonómicos de los Deuteromycotina como géneros morfológicos, familias morfológicas, órdenes morfológicos y clases morfológicas. Más adelante en este capítulo se comentan las tendencias actuales que se siguen para tratar de alcanzar una clasificación de los Deuteromycotina lo más natural posible, basada en el tipo de desarrollo (ontogenia) de los conidios, que puede indicar mejor las verdaderas relaciones que hay entre este tipo de hongos.

La clasificación de los Deuteromycotina y las claves para su identificación que aún son utilizadas generalmente se basan en el sistema de Saccardo publicado en su *Sylloge Fungorum* (1886). En una de las interpretaciones actuales de dicho sistema (Ainsworth, 1963) los Fungi Imperfecti se dividen en cuatro órdenes:

- Moniliales (=Mucedinae de Saccardo). Conidióforos formados individualmente, o en un esporodoquio o en un sinema, pero nunca en un acérvulo o en un picnidio.
- Melanconiales. Conidióforos producidos en un acérvulo.
- Sphaeropsidales. Conidióforos producidos en un picnidio.
- Mycelia sterilia. Sin conidióforos ni conidios.

Algunos autores han reconocido otro orden que es el de los Pycnothyriales, caracterizado por la presencia de un **picnotirio**, que consiste en un esporóforo en forma de cojín, o en un picnidio aplanado, en el que los conidióforos crecen del techo o pared superior hacia abajo.

Saccardo dividió a los Moniliales en cuatro familias:

- Mucedinaceae (=Moniliaceae). Conidióforos solitarios; micelio y conidios hialinos o de colores claros.
- Dematiaceae. Conidióforos solitarios; micelio y/o conidios de colores oscuros.
- Tuberculariaceae. Conidióforos cortos, más o menos empaquetados en series paralelas, originados de una masa estromática pulvinada, que es el esporo-

doquio.

• Stilbaceae (=Stilbellaceae). Conidióforos largos, arreglados en un haz, más o menos unidos a lo largo de su altura para formar un sinema.

Posteriormente, Saccardo (1899) dividió las familias en secciones basándose principalmente en la morfología de los conidios, en particular en la forma, la septación y el color de los mismos; los prefijos hyalo- y phaeo- se refieren, respectivamente, a los conidios hialinos y pigmentados:

• Amerosporae. Conidios continuos (unicelulares), esféricos, ovoides a elongados, o cilíndricos cortos. **Amerosporas**.

• Allantosporae. Conidios cilíndricos, curvados, en forma de coma. **Alantosporas** o **esporas alantoides**.

Hyalosporae. Conidios hialinos. **Hialosporas**.

Phaeosporae. Conidios pigmentados. **Feosporas**.

• Didymosporae. Conidios ovoides a oblongos, cuentan con un septo y, por tanto, son bicelulares. **Didimosporas**.

Hyalodidymae. Conidios hialinos.

Phaeodidymae. Conidios pigmentados.

• Phragmosporae. Conidios oblongos, con dos o muchos más septos transversales, por lo que son multicelulares. **Fragmosporas**.

Hyalophragmiae. Conidios hialinos.

Phaeophragmiae. Conidios pigmentados.

• Dicryosporae. Conidios ovoides a oblongos, multicelulares, con septos transversales y longitudinales (septación en forma de red). **Dictiosporas**.

Hyalodictyae. Conidios hialinos.

Phaeodictyae. Conidios pigmentados.

• Scolecosporae. Conidios filiformes o en forma de gusano, continuos o septados, hialinos o pigmentados. **Escolecosporas**.

• Staurosporae. Conidios estrellados o lobados radialmente, continuos o septados, hialinos o pigmentados. **Estaurosporas**.

Las secciones no son categorías taxonómicas oficiales en un sistema de clasificación, sino grupos que convenientemente incluyen géneros de hongos que comparten las mismas características en cuanto a la forma de las esporas y la septación y el color de las mismas. El sistema de Saccardo sigue siendo utilizado por su relativa simplicidad, sobre todo para los que se inician en el estudio de estos hongos, pues los caracteres morfológicos utilizados para la identificación son relativamente fáciles de observar con las técnicas comunes de laboratorio; pero en realidad es un sistema artificial porque se basa en características que pueden llegar a ser muy variables dentro de un mismo espécimen o entre cepas de una misma especie y, además, porque dichas características son muy susceptibles de cambiar de acuerdo con las circunstancias ambientales, sobre todo en condiciones de cultivo. El problema con el color es que en algunos casos su objetividad no es clara y puede haber subjetividad, por ejemplo al describir una estructura como hialina o ligeramente pigmentada. El color cambia con la edad del cultivo, la intensidad de la fuente luminosa y también si las estructuras son observadas con el microscopio o a simple vista. Hay ejemplos en que la presencia de pigmentación ha sido omitida en favor de otros criterios taxonómicos más importantes, como en el grupo de *Aspergillus niger*; que incluye especies con conidios de color oscuro, que igualmente se encuentran en *Penicillium megasporum* y en el grupo de *P. nigricans*, y no obstante dichas especies se incluyen en géneros obviamente distintos. En otros casos hay una gradación entre hialino y pigmentado hasta el punto en que resulta arbitrario asignar una especie determinada a un género o a otro.

Otros ejemplos de lo artificial del sistema saccardiano se presentan en los organismos que pueden o no formar sinemas. El significado taxonómico de los sinemas ha sido y seguirá siendo un problema hasta que hayan sido mejor entendidos los factores que controlan su desarrollo. En algunas especies la formación de los sinemas es obligada y no esporulan si antes no han sido formados; en otras especies su formación es ocasional e inconsistente. Algunas especies de *Penicillium* pueden o no formar sinemas según las condiciones del medio en que estén. *Graphium*, que constituye un grupo heterogéneo de especies que forman sinemas, puede producir células conidiógenas de varios tipos (fiálides simples, fiálides anilladas o simpodulosporas) que tienen sus contrapartes en los conidióforos aislados (sin sinemas) de los géneros *Phialocephala* (con fiálides simples), *Leptographium* (con fiálides anilladas) y *Verticicladiella* (con simpodulosporas). Parecería más razonable no considerar la presencia o ausencia de sinemas y darle más importancia al tipo de célula conidiógena formada, que es un carácter constante.

También la septación de las esporas es variable. Por ejemplo, el género *Hormodendrum* (con esporas no septadas) es separado del género *Cladosporium* (con esporas generalmente uniseptadas) aunque ambos son esencialmente iguales. Algunas veces puede haber ambos tipos de esporas en una misma colonia, además de que la septación es influida por la edad de la misma y por el tipo de sustrato en que e esté desarrollando.

Ciertas especies de *Colletotrichum* pueden producir acérvulos en las plantas hospedantes pero en cultivo forman masas de conidióforo parecidos a esporodoquios. En otros géneros. las esporas secas o las esporas mucilaginosas (Xerosporae y Gloiosporae, respectivamente, de Mason, 1937) son de dos tipos pueden presentarse según las condiciones ambientales, y algunas cepas de una especie pueden presentar ambos tipos de esporas a la vez.

Debido a que la evolución convergente es tan común entre los hongos, es posible que productos finales semejantes, en este caso los conidios, se formen de varias maneras y por organismos de especies no relacionadas.

Cientos o miles de especies de hongos imperfectos han sido nombradas y descritas tomando en consideración sólo las características de los hongos que están creciendo en ciertos hospedantes. Este procedimiento no es científico ya que muchas de las especies de hongos parásitos han sido descritas según el hospedante en que se han encontrado. Por ejemplo, hay más de 1 000 especies de *Septoria* registradas, y varios cientos

de especies de los géneros *Pestalotia*, *Monochaetia* y otros, pero muchas de estas "especies" probablemente correspondan a sólo unas cuantas. Una forma de saber si se trata de una o de varias especies, cuando estas han sido descritas basándose únicamente en el tipo de hospedante que parasitan, es hacer inoculaciones cruzadas en los diferentes hospedantes; este procedimiento probablemente mostraría que una misma especie es capaz de parasitar una gran variedad de hospedantes. Otra forma de enfocar el problema es haciendo estudios en cultivo puro en el laboratorio, como los realizados por von Arx con las especies del género *Colletotrichum*. Más de 1 000 especies de este género han sido descritas, pero basándose en estudios de cultivos puros, Von Arx sólo reconoció 20 especies y el resto parecen ser sinónimos.

Bajo las condiciones de cultivo en el laboratorio se trata de descubrir qué características morfológicas, o a veces de otra índole, son estables, puesto que el primer criterio para juzgar la validez de los caracteres utilizados en la taxonomía es su estabilidad bajo la influencia de una variedad de factores ambientales. No obstante, para lograr descubrir dicha estabilidad frecuentemente es necesario realizar estudios y trabajos experimentales, que requieren de mucho tiempo y equipo costoso para controlar el ambiente donde esté creciendo el hongo en estudio. Este tipo de estudios ha mostrado que muchas de las características que son utilizadas para delimitar géneros de deuteromicetes son bastante inestables bajo diferentes condiciones ambientales, al menos en cultivo artificial. La contrapartida de esto la dan algunos taxónomos que critican estos estudios experimentales porque lo hongos son sujeto a condiciones antinaturales al ser cultivados en medio artificiales (a veces hasta en medio sintéticos), que no representan lo que realmente ocurre en la naturaleza. Aunque este último punto tiene su parte de razón, es importante señalar que se ha caído en exageraciones cuando se describe una especie nueva de hongo patógeno cada vez que se le encuentra en un hospedante diferente, llegando con este sistema a crear una interminable y confusa lista de sinónimos.

Por lo antes expuesto, se puede ver que si no se aceptan, como criterios primarios de distinción de especies, el color de las esporas, ni su septación, ni la presencia o ausencia de sinemas, ni si las esporas son secas o húmedas, no puede, en principio, aceptarse el sistema de Saccardo, que es artificial porque corta las relaciones naturales que hay dentro y entre lo que ahora se considera como géneros.

Un nuevo enfoque para clasificar los hongos imperfectos comenzó con las contribuciones de Vuillemin (1910, 1911), quien intentó profundizar más allá de la morfología superficial y estableció las bases para los estudios sobre los diferentes tipos de conidiogénesis u ontogenia conidial que llevaron a cabo otros micólogos con el fin de delimitar de una forma más natural los géneros de hongos imperfectos. La tipificación ontógena de los co,nidios está basada en características precisas y estables, y esto ha originado descripciones más adecuadas de las especies.

ONTOGENIA CONIDIAL

El uso de la ontogenia conidial como base para la clasificación de estos hongos, particularmente de los Hyphomycetes, comenzó con los trabajos de Vuillemin, quien señaló las limitaciones del término conidio y propuso una clasificación basada en diferentes tipos de esporas: **talosporas**, esporas que son parte integral de la hifa que las produce (**artrosporas**, **blastosporas**, **clamidosporas** y **aleuriosporas**), y **conidios verdaderos** (*conidia vera*), esporas que se separan de la hifa que las produce tan pronto como son formadas. Oentro de los hongos que producen conidios verdaderos, Vuillemin reconoció tres categorías: esporotricados (*sporotrichées*), si las esporas se desarrollaban en una hifa no diferenciada; esporoforados (*sporophorées*), si las esporas eran producidas en conidióforos bien diferenciados, y fialidados (*fialidées*), si las esporas se desarrollaban a partir de estructuras especiales en forma de frasco (**fiálides**). El reconocimiento de la fiálide como un tipo específico de célula esporógena es una de las principales contribuciones de Vuillemin.

Aunque su sistema no fue adoptado de inmediato, debido sobre todo a que sus observaciones no fueron lo suficientemente extensivas como para poder ser usadas a nivel práctico, las ideas propuestas por este micólogo constituyeron la base para que Hughes (1953) elaborara una apreciación más extensa de los tipos de conidiogénesis en los Hyphomycetes. Hughes presentó una clasificación experimental de estos hongos basándose en los diferentes tipos de conidióforos y modalidades de ontogenia conidial de acuerdo con ocho secciones numeradas, una de ellas subdividida en dos subsecciones, como sigue:

Sección IA. **Blastosporas** Esporas que se originan por gemación y forman cadenas. Ej.: *Cladosporium*.

Sección IB. **Blastosporas solitarias** y **botrioblastosporas**. Las primeras on esporas que se forman por gemación; las segundas también se originan por gemación pero obre dentículos y formando racimo en células fértiles hinchadas. Ejs.: *Rhodotorula* y *Botrytis*, respectivamente.

Sección II. **Botriosporas terminales** (*botryose terminous*). Esporas en racimos, que se originan por gemación simpódicamente. Ej.: *Arthrobotrys*.

Sección III. **Clamidosporas**. Esporas formadas en fiálides anilladas. Ej.: *Scopulariopsis*.

Sección IV. **Fialosporas**. Esporas formadas en fiálides simples. Ej.: *Penicillium*.

Sección V. **Artrosporas meristemáticas**. Esporas que se originan por septación de una hifa a partir de una zona meristemática. Ej.: *Acrosporium*.

Sección VI. **Porosporas**. Esporas que se originan como brotes a través de poros en la pared del conidióforo. Ej.: *Alternaria*.

Tabla 2. *Comparación de la terminología utilizada en los sistemas de clasificación de los Hyphomycetes por Hughes (1953), Tubaki (1963) y Barron (1968) con la terminología de conidiogénesis propuesta por Kendrick (1971)*

Hughes	*Tubaki*	*Barron*	*Kendrik*
Sección IA. Blastosporas en cadenas	Blastosporae	Blastosporae	Blástico
Sección IB. Blastosporas solitarias y botrioblastosporas	Blastosporae	Botrioblastosporae	Blástico
Sección II. Botriosporas terminales	Radulasporae	Sympodulosporae	Blástico
Sección III. Clamidosporas	Aleuriosporae Aleuriosporae	Aleuriosporae Annellosporae	Blástico
Sección IV. Fialosporas	Phialosporae	Phialosporae	Blástico
Sección V. Artrosporas meristemáticas	—	Meristem Arthrosporae	Tálico
Sección VI. Porosporas	Porosporae	Porosporae	Blástico
Sección VII. Artrosporas	Arthrosporae	Arthrosporae	Tálico
Sección VIII. Blastosporas meristemáticas (conidióforos basáuxicos)	—	Meristem Blastosporae	Blástico

* Tomada de Alexopolous y Mims, *Introductory Mycology*, John Wiley, 1979, con modificaciones de los autores.

Sección VII. **Artrosporas**. Esporas que se originan por septación de una hifa de crecimiento determinado. Ej.: *Geotrichum*.

Sección VIII. **Blastosporas meristemáticas**. Esporas que se originan por gemación en un conidióforo que se extiende a partir de una zona meristemática (conidióforo **basáuxico**). Ej.: *Arthrinium*.

La clasificación de Hughes fue aceptada y modificada por otros autores, incluyendo a Subramanian (1962), Tubaki (1963) y Barron (1968), quienes propusieron sistemas de clasificación también basados principalmente en la ontogenia conidial, y no en las semejanzas en color, septación y agregación de conidióforos y conidios. En 1963, Tubaki dividió a los Hyphomycetes en seis grupos principales, designándolos con nombres latinos con base en el tipo de espora producido. Barron, en su libro *The Genera of Hyphomycetes from Soil* (1968), siguió un enfoque semejante y su sistema de clasificación es esencialmente el de Hughes, pero con algunos cambios como son la elevación de las subsecciones IA y IB al rango de sección como Blastosporae y Botryoblastosporae, respectivamente, además de usar los nombres de Tubaki, estableciendo diez secciones (series). En la tabla 2 se muestra una comparación de los sistemas de Hughes, Tubaki y Barron. A medida que estos sistemas fueron siendo modificados, la terminología usada para describir los diferentes tipos de ontogenia conidial se hizo tremendamente confusa. Por ello, en 1969 se reunieron científicos especialistas en la materia (Primer Simposio Internacional sobre Taxonomía de Hongos Imperfectos, Kananaskis, Alberta, Canadá) con objeto de discutir la sistemática de estos hongos y tratar de estandarizar y simplificar la terminología. Posteriormente fueron publicadas las memorias de este simposio (Kendrick, 1971), que servirán de base para la siguiente discusión a nivel general e introductorio sobre ontogenia conidial. Una discusión detallada requeriría de mucho más espacio que el disponible en un texto como el presente.

Según las conclusiones de Kendrick, existen dos tipos principales de desarrollo conidial que son denominados como los modos **tálico** y **blástico** de conidiogénesis. En el modo tálico, una célula o compartimiento entero ya existente en una hifa o en un conidióforo se transforma en un conidio. La célula puede ser terminal o intercalar. Los **conidios tálicos**, **artroconidios** o **artrosporas**, pueden aumentar de tamaño a partir de los primordios de conidios, pero esto ocurre después de que dichos primordios han sido delimitados por uno o varios septos, es decir, un conidio tálico se desarrolla a partir de una célula ya existente en la hifa que lo produce. Si todas las capas de la pared de la célula conidiógena participan en la formación de la pared del conidio, a este se le denomina **holotálico**. Sin embargo, si la pared externa de la célula conidiógena no está involucrada en la formación de la pared del conidio, este se llama **enterotálico**. En los Deuteromycotina, los conidios holotálicos son mucho más comunes que los enterotálicos. Una clamidospora es en realidad un conidio holotálico de pared gruesa que generalmente funciona como una espora de latencia, resistente a condiciones desfavorables, tales como altas o bajas temperaturas, ausencia de humedad o alimentos y otras.

El conidio blástico se desarrolla a partir de sólo una porción de la célula conidiógena y sufre un notorio agrandamiento del primordio del conidio antes de que dicho primordio sea delimitado por un septo. De la misma manera corno sucede con los conidios tálicos, los conidios blásticos pueden presentar dos modalidades según sea el comportamiento de la pared de la célula conidiógena durante la formación de los conidios. En la formación de un conidio **holoblástico** (blastosporas), todas las capas de la pared de la célula conidiógena están involucradas en la síntesis de la pared conidial. En la formación de los conidios **enteroblásticos**, la capa externa de la pared de la célula

conidiógena es perforada durante la constitución del primer conidio y no contribuye en la síntesis de la pared del conidio subsecuentemente formado. La pared primaria de los conidios formados después se deriva de un proceso de evaginación y de adición de materiales a la capa interna de la pared de la célula conidiógena.

Los conidios formados enteroblásticamente en fiálides son de los más comunes entre los hongos imperfectos; de una manera práctica son denominados **fialoconidios** o **fialosporas** porque la célula conidiógena es una fiálipe. Una fiálide produce conidios en sucesión basípeta a través de su extremo apical abierto pero no registra un aumento perceptible en su longitud, de manera que el sitio conidiógeno (*locus*), es decir, el punto de donde se originan los conidios, es más o menos fijo, como sucede por ejemplo en el género *Penicillium*. En otros casos, la pared en la boca de la fiálide se extiende más allá del punto conidiógeno formando un prominente labio cupuliforme o recurvado denominado **collarcillo**; *Phialophora* es un ejemplo de fiálides con collarcillo. El tipo de fiálide formado es muy importante en la clasificación de miles de especies. La mayoría de las fiálides presentan más o menos la forma de botella con un cuello angostado cercano al punto conidiógeno; otros tipos de fiálide comúnmente presentes en estos hongos, según la especie, son el cilíndrico, corto o largo, el lanceolado, el obclavado y el obpiriforme, entre otros. Las fiálides pueden estar directamente sobre las hifas somáticas o, como es más característico, se forman individualmente o en grupos, a veces constituyendo verticilos en las puntas de conidióforos. También hay fiálides que en lugar de producir conidios enteroblásticos (por gemación) los originan igualmente en sucesión basípeta, pero la delimitación de los conidios es por formación de septos en el interior del cuello de dichas fiálides, como sucede en *Chalara*.

La fiálide anillada ("**anélido**") es otro tipo muy común en los deuteromicetes. La diferencia con la fiálide simple es que en la anillada el punto conidiógeno no es fijo, sino que se extiende distalmente con cada conidio formado . Los conidios se originan también en una sucesión basípeta, como sucede con los que se producen en fiálides simples, pero a medida que se va desprendiendo cada conidio maduro, este va dejando una cicatriz semejante a un anillo o collar en la pared externa de la boca de la fiálide. El desprendimiento de una serie de conidios (**anelosporas**) ocurrido en varios puntos, a medida que la fiálide va creciendo distalmente (proliferación percurrente), ocasiona una serie de cicatrices anilladas que distinguen a este tipo de fiálide. Las cicatrices anilladas resultan de la ruptura circuncísil de la pared celular que comparten el conidio en formación y la célula conidiógena (fiálide) que lo produce. La fiálide anillada es considerada una variante de la fiálide simple, ambas productoras de conidios siguiendo un proceso enteroblástico. Según Kendrick, la conidiogénesis en las fiálides anilladas es una forma especializada del modo holoblástico. Este ejemplo indica que la apreciación del modo de conidiogénesis no resulta siempre tan sencilla a pesar de las técnicas modernas de microscopía electrónica, y que la terminología relacionada con la ontogenia conidial todavía no ha sido estandarizada. Como se ha visto, el comportamiento del punto conidiógeno varía según las especies. La célula conidiógena en algunas especies presenta una proliferación simpodial; después de que se forma un conidio en el ápice de la célula conidiógena, esta se extiende subterminal y oblicuamente y produce el siguiente conidio apical. Como este proceso se repite varias veces, los conidios se forman sobre un conidióforo que presenta un patrón en zigzag; a estos conidios se les denomina **simpodulosporas**. En algunas especies la célula conidiógena se va acortando retrogresivamente con cada conidio producido; en otras el punto conidiógeno se puede mover sin seguir una pauta definida. Finalmente, existen casos en que una célula conidiógena puede tener más de un punto conidiógeno por lo que varios conidios pueden producirse desde diferentes sitios, ya sea sincrónicamente, como pasa con las llamadas botrioblastosporas, o asincrónicamente, como sucede con los conidios producidos en **polifiálides** (fiálides con varios puntos conidiógenos y por ende varias bocas).

Como se ha visto, las diversas modalidades de conidiogénesis están siendo utilizadas como base del sistema moderno de clasificación de los hongos imperfectos, pero es importante hacer notar que este tipo de estudios han comenzado apenas y que la conidiogénesis de muchos de estos hongos todavía se desconoce, particularmente de aquellos que pertenecen a los órdenes Melanconiales y Sphaeropsidales de la clase Coelomycetes, aun cuando Sutton (1980) ha realizado ya un trabajo monumental con este último tipo de hongos y enfoca su clasificación siguiendo la misma línea de la ontogenia de las estructuras conidiales. Por otro lado, es importante mencionar que como los conidióforos y las células conidiógenas generalmente son frágiles y a menudo muy pequeños, muchas veces es necesario cultivar los organismos en estudio en microcámaras especiales y utilizar técnicas como la fotomicrografía espaciada y la microscopía electrónica, tanto de transmisión como de barrido, para poder determinar el modo de producción de los conidios, tarea que no siempre es sencilla, sobre todo para los no especialistas. A pesar de la gran utilidad de estas técnicas, con las que se han obtenido resultados muy valiosos para tratar de alcanzar una clasificación natural de los deuteromicetes, no siempre están al alcance de quienes necesitan identificar un deuteromicete en particular. Por esta razón el sistema saccardiano, con sus modificaciones, seguirá siendo utilizado durante algún tiempo más para los fines prácticos relacionados, por ejemplo, con la identificación de especies de hongos patógenos, o de los utilizados en diversas industrias; además, por supuesto, para la enseñanza de los estudiantes que se inicien en el estudio de los hongos.

CLASE BLASTOMYCETES

En esta clase están comprendidas las especies de levaduras que carecen de reproducción sexual, denominadas por ello levaduras imperfectas o levaduras **asporógenas**. La clase se divide en los órdenes Sporobolomycetales y Cryptococcales. Los Sporobolomycetales y algunas especies de Cryptococcales son considerados como los estados asexuales de basidiomicetes; la mayoría de los Cryptococcales con fase sexual conocida pertenecen a los ascomicetes.

Orden Sporobolomycetales

Tiene una sola familia, Sporobolomycetaceae, a la cual pertenecen dos géneros levaduriformes, *Bullera* y *Sporobolomyces*, que presentan la capacidad de formar blasmsporas. y dos géneros filamentosos, *Itersonilia* y *Tilletiopsis*, que no producen blastosporas. El micelio de *Itersonilia* tiene conexiones en grapa (**fíbulas**), mientras que el de *Tilletiopsis* no las tiene. Los cuatro géneros se reproducen por medio de conidios liberados con fuerza, denominados **balistosporas**. La producción de balistosporas es tan abundante en *Sporobolomyces* y *Bullera* que cuando estas levaduras se están desarrollando en cultivo dentro de cajas de Petri, las balistosporas descargadas se adhieren a las tapas de las cajas acumulándose y adoptando la misma forma de las colonias de donde fueron disparadas, como la imagen en un espejo; por esto se les conoce como las "levaduras de espejo".

Estos organismos comúnmente habitan la superficie de diversos tipos de hojas, particularmente las infectadas con hongos patógenos como los mildiús y las royas; estas hojas constituyen una buena fuente de aislamiento de especies pertenecientes a *Sporobolomyces*, *Bullera* y *Tilletiopsis*. También, estos hongos pueden ser aislados del aire pues sus balistosporas, que son liberadas en grandes cantidades, se encuentran entre las más numerosas de las esporas de hongos en la atmósfera. Una de las especies frecuentemente encontrada es *Sporobolomyces salmonicolor*, cuyo estado sexual, *Aessosporon salmonicolor*, pertenece a los Ustilaginales en los Heterobasidiomycetes; otra especie común es *S. roseus* (fig. 180).

Orden Cryptococcales

Este orden tiene una sola familia, Cryptococcaceae, que comprende unos 12 géneros de organismos levaduriformes que producen **blastosporas** pero no balistosporas; son considerados como estados imperfectos de ascomicetes y basidiomicetes. Entre los mejor conocidos están *Rhodotorula*, *Candida*, *Torulopsis*, *Cryptococcus*, *Kloeckera*, *Trichosporon* y *Pityrosporum*.

Rhodotorula, como su nombre lo implica, es una levadura roja, rosada o anaranjada debido a la presencia de pigmentos carotenoides; se reproduce por gemación monopolar. Es uno de los géneros de levaduras más comunes en la naturaleza y uno de los frecuentes contaminantes en los laboratorios de microbiología. Se ha considerado que algunas especies de *Rhodotorula* pueden ser cepas de *Sporobolomyces* que han perdido la capacidad de producir balistosporas; otras especies, como *Rh. glutinis*, parecen ser Las fases asexuales haploides de *Rhodosporidium*, una levadura perteneciente a los Ustilaginales en los Heterobasidiomycetes. Las especies de *Rhodotorula* son de poca importancia económica. aunque existen unos pocos casos raros de micosis en el hombre ocasionados por esta levadura.

El género *Candida* es el que más especies tiene entre los géneros de levaduras imperfectas, y también es el de más amplia distribución en la naturaleza. Se le encuentra comúnmente como habitante en agua, suelo, restos de plantas y animales, frutos, líquidos fermentados, alimentos lácteos y excrementos de muy diversos animales, entre otros muchos sustratos. *Candida* constituye un grupo muy heterogéneo de especies, al igual que *Torulopsis*, y en algunas especies se conoce su fase perfecta, como en *C. valida* (fig. 183), cuya fase ascosporógena corresponde a *Pichia membranaefaciens* (Hemiascomycetes); otras especies de *Candida* tienen su fase perfecta en géneros de levaduras clasificados en los Heterobasidiomycetes. Aunque *Candida* es normalmente encontrada en su fase de levadura con gemación multipolar, también es capaz de desarrollar seudomicelio y micelio verdadero, características que la diferencian de *Torulopsis*, que existe casi exclusivamente en la fase levaduriforme. No obstante, este último género es ahora considerado sinónimo de *Candida*. *T. taboadae* (fig. 181) es una levadura con gemación multipolar; fue aislada y descrita por los autores de este libro a partir del colonche, bebida fermentada elaborada con tunas y que es consumida por grupos indígenas y mestizos de México.

Desde varios puntos de vista, las especies de *Candida* son muy importantes. Por ejemplo *C. utilis*, antes conocida como *Torula utilis* y *Torulopsis utilis*, es cultivada en escala industrial en la preparación de alimentos para animales domésticos, debido a que sus células son ricas en proteínas, vitaminas y grasas. También es frecuente encontrar otras especies de *Candida*, principalmente *C. albicans*, *C. tropicalis* y *C. parapsilosis*, como agentes etiológicos de diversos padecimientos, en el hombre y en los animales, denominados candidiasis o candidosis, que se presentan en diversas formas, incluyendo la candidiasis oral o "algodoncillo" de los niños recién nacidos, la cutánea, la pulmonar y la vulvovaginal. Las especies de *Candida*, que normalmente viven como saprobias en multitud de sustratos, incluyendo las uñas, la piel y las membranas mucosas del hombre, se pueden tornar patógenas en presencia de factores predisponentes como son otras enfermedades (cáncer, diabetes), desórdenes fisiológicos, obesidad, alcoholismo y el uso de antibióticos de amplio espectro y esteroides. Algunas de las formas clínicas de la candidiasis se muestran en el capítulo Hongos patógenos del hombre.

Cryptococcus es un habitante común del suelo y de excrementos de aves, como palomas y pichones, aunque también se le aísla de materiales vegetales, de

animales y del hombre. *C. albidus* parece ser la fase haploide de *Filobasidium floriforme*, mientras que *C. neoformans* (fig. 576), el agente causal de la criptococosis en el hombre, corresponde a la fase asexual de *Filobasidiella neoformans*. Tanto *Filobasidium* como *Filobasidiella* pertenecen a los Ustilaginales en los Heterobasidiomycetes. Parecen existir semejanzas entre los heteropolisacáridos extracelulares de *Cryptococcus* y los de *Tremella*, un hongo gelatinoso clasificado en los Heterobasidiomycetes. Además, las basidiosporas de *Tremella* parecen ser capaces de producir fases levaduriformes parecidas a *Cryptococcus*. Cabe señalar que la cápsula de polisacáridos que rodea las células de *Cryptococcus* es una característica distintiva de esta levadura.

Kloeckera comprende unas pocas especies de levaduras saprobias, apiculadas, con gemación bipolar por ejemplo, *K. apiculata* (figs. 182, 687), que habita líquidos fermentados, como el pulque de México, preparado por fermentación de la savia del maguey; también se ha aislado de exudados de plantas, suelo y otros medios.

Trichosporon incluye unas cuantas especies de levaduras, caracterizadas por producir artrosporas además de las blastosporas. *T. cutaneum* (fig. 675), también conocido como *T. beigelii*, es el agente causal de la "piedra blanca", enfermedad llamada así por las concreciones blancas que forma el hongo en los pelos de la cabeza, de la barba, del bigote y de las áreas genitales del hombre. El hongo es frecuentemente aislado de alimentos fermentados elaborados con maíz, como el pozol del sureste de México, de quesos, del suelo y del agua.

De las levaduras con gemación monopolar, pertenecientes al género *Pityrosporum*, se puede mencionar a *P. ovale*, alguna vez asociado con los síntomas de la caspa del cuero cabelludo del hombre, aunque posteriormente fue demostrado que esta especie no es patógena, y a *P. furfur* (=*Malassezia furfur*), considerado como el causante de una infección de la piel de humanos denominada pitiriasis versicolor (figs. 550-551).

CLASE HYPHOMYCETES

Esta es la clase de deuteromicetes con mayor número de especies, aproximadamente 10'000, con una abrumadora cantidad de trabajos científicos publicados en relación con los múltiples aspectos de importancia directa e indirecta que tienen estos hongos para el hombre y muchas otras formas de vida, como se verá en los ejemplos que han sido seleccionados para explicar algunos aspectos de la biología de estos organismos.

Los Hyphomycetes producen sus conidios en conidióforos solitarios o en conidióforos agrupados en sinemas o en esporodoquios pero, característicamente, nunca producen esporóforos más complejos como son los acérvulos y los picnidios; estos últimos son formados por miembros de la clase Coelomycetes que es discutida después de los hifomicetes.

Orden Moniliales

El orden Moniliales es un grupo muy grande, que comprende más de 7 000 especies de hongos, muchas de ellas de inmensa importancia para el hombre, ya sea como patógenas de plantas, animales y el hombre, como hongos utilizados en la industria, o como participantes de fenómenos biológicos y ecológicos muy interesantes que suceden en el suelo, unos como saprobios y otros como parásitos o depredadores de pequeños animales.

Siguiendo por conveniencia práctica el sistema clásico de Saccardo, los Moniliales se dividen en las familias Agonomycetaceae, Moniliaceae, Dematiaceae, Stilbellaceae y Tuberculariaceae. A continuación se considera cada familia junto con algunos géneros representativos.

• Familia Agonomycetaceae. En esta familia están incluidos los hongos que no producen ningún tipo de conidio y que solamente se reproducen por fragmentación al azar de las hifas somáticas, o por formación de microesclerocios o macroesclerocios; por no encontrarse nunca en condiciones de esporulación, a estos organismos se les ha denominado en la bibliografía pasada como Mycelia Sterilia, es decir, con micelio estéril, al menos en condiciones naturales. La familia comprende más de 30 géneros.

Algunas especies son de gran importancia económica, lo que ha justificado incluso su denominación y clasificación; aun cuando algunas especies existen como estados miceliales estériles, que pueden o no incluir estados esclerotiales, son lo suficientemente distintos para poder ser descritos y reconocidos con razonable certeza. Por ejemplo, *Racodium cellare*, un micelio estéril que habita las bodegas de vinos, presenta unas hifas morenas o negras, abundantemente verrugosas en su pared y con septos típicos de ascomicetes; se le reconoce tanto por su morfología como por su hábitat. *Ozonium auricomum*, que corresponde al estado micelial estéril de una especie de *Coprinus*, un holobasidiomicete, se reconoce por formar cordones miceliales de color moreno dorado en la hojarasca y en troncos caídos. *Xylostroma*, que corresponde al micelio de varios poliporáceos, crece debajo y entre la corteza y la madera de varios árboles. *Papulaspora* (fig. 184) se caracteriza por formar microesclerocios o bulbilos, viviendo como saprobio en el suelo. Varias especies de *Sclerotium* son importantes como patógenas de plantas. *S. rolfsii* (fig. 185) es un parásito omnívoro y destructivo de muchas plantas, incluyendo cereales y ornamentales; *S. cepivorum* causa la pudrición blanca de la cebolla y del ajo. *Sclerotium* desarrolla esclerocios morenos o negros, a veces de varios milímetros de diámetro, que destacan sobre el micelio somático de color blanco. Junto con *Sclerotium*, el género *Rhizoctonia* es de los que tienen mayor distribución e importancia fitopatológica. *Rhizoctonia* se caracteriza

por sus hifas anchas con las ramas casi en ángulo recto, adelgazadas y septadas cerca de las intersecciones con el eje principal, y por formar esclerocios morenos. El género comprende unas 60 especies descritas, muchas de las cuales son notables patógenas de plantas en las que ocasionan pudriciones radiculares y marchitamientos; no obstante, la mayoría de las especies pueden existir como saprobias en el suelo y algunas forman micorrizas con los órganos subterráneos de las orquídeas. Los estados sexuales de algunas especies de *Rhizoctonia* han sido relacionados con una gran cantidad de Basidiomycotina y Ascomycotina.

• Familia Moniliaceae. Esta es la familia con mayor número de especies entre los Moniliales. Incluye todos los hongos imperfectos que producen sus conidios en conidióforos hialinos, o directamente de hifas hialinas no diferenciadas en conidióforos; los conidióforos y conidios son hialinos o de colores claros. La mayoría de las especies son saprobias, pero muchas otras son patógenas de plantas y animales, depredadoras de pequeños animales o patógenas del hombre.

A esta familia pertenecen las numerosas especies de *Aspergillus*, de gran importancia en las actividades humanas. En el género *Aspergillus* han sido descritas unas 200 especies y una gran cantidad de variedades. Los conidióforos de *Aspergillus* terminan en un hinchamiento llamado vesícula, a partir de la cual nace en su superficie una hilera de fiálides (en las especies monoseriadas) o una de **métulas** y sobre estas una hilera de fiálides (en las especies biseriadas) productoras de cadenas de conidios tipo **fialosporas**, es decir, conidios blásticos generados en sucesión basípeta. A la vesícula junto con las cadenas de conidios se le conoce como cabeza conidial. *A. flavus* (fig. 186) es un ejemplo de cabeza conidial biseriada; *A. clavatus* (figs. 188-190) representa una especie con cabeza conidial uniseriada. El género *Aspergillus* es de los que presentan una mayor distribución geográfica, encontrándose desde las regiones árticas hasta el Ecuador. El aire y el suelo de casi cualquier parte del mundo contienen los conidios de diferentes especies. Los aspergilos son de los hongos más omnívoros que existen, capaces de asimilar como alimento una enorme variedad de sustancias, debido al gran número de enzimas que pueden producir para degradarlas. Los dos requisitos principales que deben tener los diferentes sustratos para que se desarrollen estos hongos son la presencia de algún tipo de materia orgánica y un poco de humedad; si ambos factores están presentes, los aspergilos pueden crecer en casi cualquier sustancia, afectando el bienestar del hombre en multitud de maneras. Hay especies de *Aspergillus*, como *A. clavatus* (figs. 188-190), *A. repens* (fig. 191), *A. glaucus* (fig. 577), *A. niger* (figs. 577, 702), *A. flavus* (figs. 186, 577, 579), *A. ochraceus* (figs. 187, 581-582), *A. candidus* y *A. versicolor*, entre otras, que comúnmente se desarrollan en granos, semillas y alimentos para humanos y para animales domésticos en los que, además de provocar su descomposición, producen sustancias tóxicas, llamadas micotoxinas, que ocasionan diversos trastornos, a veces severos, en los animales y humanos que consumen dichos granos o alimentos contaminados. En un capítulo aparte de este libro se trata con mayor detalle el aspecto de las micotoxinas y micotoxicosis; baste decir por ahora que existe una gran cantidad de micotoxinas que afectan los distintos órganos y sistemas de los animales que las ingieren junto con sus alimentos. Unas de las micotoxinas más conocidas son las aflatoxinas de *A. flavus*, con efectos carcinógenos, y las ocratoxinas de *A. ochraceus*, con efectos hepatotóxicos y nefrotóxicos.

Los aspergilos también causan problemas como contaminantes de cultivos en los laboratorios de bacteriología y de micología. Algunas especies crecen en artículos de piel, telas, papel y otros productos manufacturados provocando su deterioro y reducción de valor, impartiéndoles un característico olor a moho. Este biodeterioro es particularmente notable en las regiones cálido-húmedas en donde es necesario tratar de mantener seco el ambiente de armarios, guardarropas y bibliotecas para impedir el enmohecimiento de los diversos artículos contenidos en ellos; una de las maneras comunes de secar el aire de los armarios es manteniendo focos eléctricos casi constantemente encendidos.

Varias especies de *Aspergillus*, muchas de ellas ya mencionadas al referirse a sus actividades saprobias, como biodeterioradoras de diversos sustratos, también son importantes en micología médica. *A. fumigatus* (fig. 522), *A. flavus*, *A. niger*, *A. terreus* y otras especies pueden comportarse como patógenas del hombre y de los animales, silvestres y domesticados, ocasionando una serie de enfermedades denominadas colectivamente aspergilosis, siendo la pulmonar la más seria de estas enfermedades. Puede haber aspergilosis del conducto auditivo o de la córnea en el hombre, pero es de consecuencias más graves la aspergilosis de los pulmones, particularmente en aves de corral y algunos mamíferos, incluyendo al hombre. Los síntomas de esta micosis son muy parecidos a la tuberculosis, enfermedad con la que la aspergilosis ha sido frecuentemente confundida. La infección es oportunista y se presenta, como la candidiasis, cuando en el hospedero hay una enfermedad debilitante u otros factores predisponentes que hacen que un hongo normalmente saprobio se torne patógeno.

Debido a las grandes actividades enzimáticas de los aspergilos, varias especies son utilizadas en diversos procesos industriales para la elaboración comercial de productos que abarcan desde ácidos orgánicos hasta enzimas, antibióticos y alimentos fermentados de varias clases, estos últimos principalmente en países orientales. Por ejemplo, los ácidos cítrico y glucónico son sintetizados en una escala industrial utilizando cultivos seleccionados de *A. niger*; la salsa de soya y otros productos fermentados similares, como la salsa tamari, son elaborados con la intervención de *A. oryzae* (fig. 694) y *A. tamarii* (fig. 695).

Otras especies representativas de la familia Moniliaceae que merecen ser mencionadas son las siguientes:

Botrytis cinerea (fig. 192) es un moho grisáceo, con conidióforos ramificados que terminan en células conidiógenas hinchadas, a partir de las cuales se originan simultáneamente conidios tipo blastosporas (es-

pecíficamente botrioblastosporas). *B. cinerea* causa enmohecimiento de diversos frutos y otros órganos en varias plantas, aunque se le conoce más por su agresividad hacia las vides, en las que se ha descrito como el moho gris de la uva. *B. tulipae* causa el tizón de los tulipanes y *B. peoniae* provoca daño a las flores de las peonías.

Geotrichum candidum (fig. 193) es uno de los hongo más comunes en la naturaleza. Se reproduce por medio de conidios holotálicos (artrosporas) que se disgregan de las largas cadenas ramificadas producidas en el micelio. Puede ser encontrado en suelo, frutas y verduras, ensilados, alimentos fermentados de maíz, col agria y preparaciones similares, productos lácteos y, con particular frecuencia, en las salmueras donde se desarrolla como una película blanca. *G. candidum* es el estado asexual de *Endomyces geotrichum* (Hemiascomycetes). Además de su común presencia en los diversos medios mencionados, en los que vive como saprobio, bajo determinadas circunstancias es capaz de causar micosis, llamadas geotricosis, en bronquios, pulmones y aparato digestivo de los humanos.

Monilia fructicola y *M. sitophila* (figs. 194-196), los estados conidiales de *Monilinia fructicola* y *Neurospora sitophila* (euascomicetes), respectivamente, son dos hongos que se reproducen por medio de conidios holoblásticos (blastosporas) producidos en sucesión acrópeta en cadenas ramificadas. *M. fructicola* ataca el duraznero y otros frutales parecidos causando una pudrición morena de los frutos, y *N. sitophila* es uno de los contaminantes de laboratorio más frecuentes que hay.

Chromelosporium ollare (=*Ostracoderma epigaeum*), el estado conidial de *Peziza ostracoderma* (Ascomycotina), aparece eventualmente en el suelo de invernaderos, viviendo como saprobio. Esta especie representa otro ejemplo de conidióforos que forman botrioblastosporas, es decir, conidios holoblásticos que se originan sincrónicamente sobre pequeños dentículos en la superficie de células conidiógenas infladas llamadas vesículas (fig. 197).

Las especies del género *Penicillium*, tan diversas o más que las del género *Aspergillus*, también son de los hongos más abundantes y de mayor distribución geográfica que existen; sus esporas están en todos lados en el aire y en el suelo. Tan omnívoros como los aspergilos, los penicilios proliferan en multitud de ambientes y se manifiestan en procesos biológicos que afectan la vida del hombre y de otros muchos organismos, ya sea para beneficiarla o para perjudicarla.

Los conidióforos de *Penicillium* se caracterizan por adoptar un cierto tipo de ramificación, dependiendo de las especies, y producen ramas, mérulas y fiálides con cadenas de conidios secos; los conidios son de tipo fialoconidios o fialosporas, y son generados blásticamente en sucesión basípeta. La morfología de los conidióforos es importante para diferenciar las especies; se considera principalmente si los conidióforos son monoverticilados, biverticilados o poliverticilados, y si la ramificación es simétrica o asimétrica, aunque en realidad se toman en cuenta muchas otras características que no es posible señalar en un texto de micología general como el presente. Algunas especies producen sus conidióforos arreglados en sinemas, como por ejemplo *P. claviforme* (fig. 198) y *P. expansum*, que son especies comúnmente encontradas enmoheciendo manzanas. *P. italicum* (fig. 199) y *P. digitatum* deterioran frutos cítricos durante el transporte y almacenamiento, y se les conoce como el moho azul y el moho verde, respectivamente.

Los penicilios son tan efectivos como los aspergilos en el deterioro de pieles y telas, además de muchos otros sustratos, e igualmente incluyen especies que ocasionan micosis en humanos y animales, aunque en este sentido los penicilios no son tan importantes como los aspergilos. En otros campos sí lo son, ya que descomponen grandes cantidades de semillas y granos almacenados, así como alimentos de todas clases, incluyendo los ensilados, que ya no pueden ser utilizados como alimento para animales o para el hombre, no sólo por el grado de descomposición que llegan a ocasionar, sino también porque muchas veces se desarrollan especies toxígenas, productoras de diversas micotoxinas que afectan la salud de los consumidores. De la misma manera que con los aspergilos micotoxígenos, los penicilios productores de micotoxinas serán comentados en el capítulo correspondiente (Hongos tóxicos: micotoxinas, micotoxicosis y micetismos).

Otro aspecto en el que los penicilios son muy importantes es, desde luego, la producción industrial de antibióticos. Aunque hay varias especies de *Penicillium* capaces de sintetizar penicilina, el antibiótico más famoso, ciertas cepas seleccionadas de *P. notatum* (figs. 697- 698) y *P. chrysogenum* (figs. 699-701) son las que de manera eficiente y controlada se utilizan para la producción industrial de este antibiótico. La griseofulvina es un antibiótico importante relativamente nuevo, producido por *P. griseofulvum*, que constituye una droga efectiva en el tratamiento de varias dermatofitosis, como las tiñas de la cabeza, de las uñas o de los pies (pie de atleta).

P. camembertii es responsable de las características peculiares del queso camembert (figs. 688-689), y *P. roquefortii* de las del queso roquefort (fig. 690-691), que son madurados con estos hongos. En otros campos de la micología industrial también son importantes los penicilios, ya que muchas especies son cultivadas en gran escala para la producción de ácidos orgánicos como son cítrico, oxálico, fumárico, glucónico y gálico.

Paecilomyces fumosoroseus (fig. 200) presenta conidióforos semejantes a los de un *Penicillium*, pero las fiálides son más largas y delgadas y se arreglan en verticilos intercalados a lo largo del conidióforo; los conidios son producidos blásticamente en sucesión basípeta. Este hongo vive comúnmente como saprobio en el suelo, aunque ha sido registrado como patógeno de tortugas en cautiverio, ocasionando micosis pulmonar.

Los conidióforos de *Oedocephalum* sp. (figs. 201-202), un hongo saprobio, forman conidios holoblásticos que aparecen simultáneamente sobre pequeños dentículos en la superficie de una vesícula o ámpula terminal (botrioblastosporas).

Scopulariopsis brevicaulis (fig. 203) es un habitante

común del suelo, que en ocasiones ha sido encontrado junto con hongos típicamente queratinolíticos en casos de onicomicosis (tiña de las uñas de los pies en el hombre); es un ejemplo de hongo con conidios tipo anelosporas. Estos son producidos blásticamente en sucesión basípeta a partir de fiálides anilladas arregladas en verticilos.

Otro ejemplo de hongo con fialosporas o fialoconidios es *Trichoderma viride* (fig. 204), un hongo muy común en el suelo, caracterizado por su notable actividad celulolítica; es utilizado en la producción industrial de celulasa. Esta especie desarrolla conidióforos con verticilos de fiálides cortas, que producen conidios blásticos en sucesión basípeta, pero como estos son mucilaginosos se acumulan en bolas sobre las puntas de las fiálides, apareciendo al microscopio como gotitas refringentes. Varias especies del género *Hypocrea*, un ascomicete, tienen su fase imperfecta en *Trichoderma*.

A la familia Moniliaceae también pertenecen las especies de *Verticillium* y *Phymatotrichopsis*, hongos frecuentemente aislados del suelo y que son responsables de enfermedades en muchas plantas diferentes. *V. albo-atrum* es probablemente la especie que más comúnmente se encuentra ocasionando marchitamiento en el crisantemo, el algodonero y muchas otras plantas. *V. lateritium* (fig. 220), una especie saprobia, ejemplifica el tipo de conidióforo que forman las especies de *Verticillium*; produce verticilos de fiálides que originan conidios unicelulares, pequeños y hialinos, que se acumulan en gotitas de mucílago en las bocas de las fiálides (fialosporas). La especie *Phymatotrichopsis omnivora* (=*Phymatotrichum omnivorum*), cuya fase sexual (no confirmada) parece ser *Trechispora brinkmanii* (Holobasidiomycetes), causa la pudrición radicular del algodonero y del nogal, justifica su nombre específico, ya que es capaz de atacar a más de 2 000 especies de plantas dicotiledóneas. Este hongo produce conidios hialinos y ovoides sobre células conidiógenas hinchadas (conidios tipo botrioblastosporas), grandes esclerocios negros y ramas hifales en forma de cruz.

Otros miembros importantes de Moniliaceae, que ocasionan diversas enfermedades en el hombre y los animales, y sobre los que se tratará con mayor detalle en la sección de los hongos patógenos, son los siguientes:

Paracoccidioides brasiliensis (=*Blastomyces brasiliensis*), un organismo dimórfico que en su estado parasítico está constituido de células levaduriformes con gemación multipolar, es el agente causal de la paracoccidioidomicosis (antes conocida como blastomicosis sudamericana), una enfermedad confinada a Sudamérica y algunas partes de Centroamérica.

Blastomyces dermatitidis, la fase imperfecta de *Ajellomyces dermatitidis* (Euascomycetes, Plectomycetidae), causa la blastomicosis norteamericana y, al igual que *P. brasiliensis*, es un hongo dimórfico que produce micelio cuando vive como saprobio en la naturaleza, o en cultivo en el laboratorio, pero cuando vive como parásito en los tejidos humanos desarrolla células de levaduras. Los dos tipos de blastomicosis se manifiestan primero de manera localizada, produciendo lesiones en la piel y en las membranas mucosas alrededor y dentro de la boca, y después se presenta la fase generalizada en los tejidos internos del cuerpo, principalmente el tracto digestivo y los pulmones.

Sporothrix schenckii, aparentemente la única especie patógena de las numerosas especies (unas 40) del género *Sporothrix*, ocasiona la esporotricosis en humanos y animales. El hongo vive normalmente como saprobio en materiales vegetales pero puede producir infecciones subcutáneas si penetra a través de alguna herida en los hospedantes. Este es otro hongo dimórfico. pues como saprobio desarrolla un micelio con conidios producidos holoblástica y simpodialmente en conidióforos corto mientras que como parásito se presenta en forma de levadura (figs. 552-556).

Coccidioides immitis (figs. 567-569), el agente causal de la coccidioidomicosis en el hombre, es un hongo habitante del suelo, endémico de las regiones áridas del noroeste de México y suroeste de los Estados Unidos de América. También se caracteriza por ser dimórfico, con una fase micelial saprobia, productora de conidios holotálicos (artrosporas) que al desprenderse son diseminados por el viento; al ser inhalados, estos conidios penetran por el tracto respiratorio y establecen la fase parasítica en la que se forman las llamadas esférulas, que posteriormente originan esporas en su interior, por partición, de manera semejante a los esporangios de los hongos inferiores. Algunos micólogos consideran las esférulas como ascas, otros autores piensan que son esporangios; no obstante, aún no ha sido definida la posición taxonómica de este hongo, aunque generalmente se recomienda su retención entre los deuteromicetes considerando su fase de micelio septado con conidios.

Histoplasma capsulatum, el estado conidial de *Emmonsiella capsulata* (Euascomycetes, Plectomycetidae), es el agente causal de la histoplasmosis humana (figs. 563-566). Este hongo dimórfico es particularmente abundante en suelos enriquecidos con los excrementos de murciélagos y aves, incluyendo las gallinas, en donde crece como micelio, produciendo pequeños conidios hialinos globosos y de pared lisa (microconidios holotálicos), así como los característicos macroconidios globosos, de pared verrugosa (conidios holotálicos, producidos por hinchamiento de células terminales, tipo aleuriosporas). La enfermedad afecta los pulmones y es frecuentemente confundida con tuberculosis, así como el sistema retículo endotelial, donde se presenta la fase de levadura, principalmente dentro de los macrófagos. De acuerdo con algunos estudios, *Emmonsiella* no se puede distinguir de *Ajellomyces* y es considerada un sinónimo de este último género.

La mayoría de las especies de hongos que causan las dermatofitosis en humanos y animales también son moniliáceos que pertenecen a los géneros *Microsporum* y *Trichophyton*, los estados asexuales de *Nannizzia* y *Arthroderma*, respectivamente (Plectomycetidae). De las 15 especies del género *Arthroderma*, 11 tienen estados conidiales de *Trichophyton*, mientras que las ocho especies de *Nannizzia* tienen estados conidiales de *Microsporum*. Para ciertos micólogos *Nannizzia*

es sinónimo de *Arthroderma*. Tanto *Trichophyton* como *Microsporum* se reproducen por medio de conidios holotálicos, clavados, multiseptados (macroconidios) y de conidios holotálicos, clavados o esféricos, unicelulares (microconidios); ambos tipos de conidios son aleuriosporas. Entre las especies que causan diversos tipos de tiñas en el hombre y los animales están *M. canis* (figs. 539, 541-542, 547-548), *M. nanum* (fig. 549), *T. rubrum*, *T. mentagrophytes* (fig. 543), *T. tonsurans* (fig. 545), *T. audouinii*, *T. verrucosum* (figs. 512-513), *T. schoenleinii* y *T. equinum* (fig. 514). *Epidermophyton floccossum* es la única especie conocida del género *Epidermophyton*, y ocasiona tiñas en la epidermis, a menudo en las áreas intertriginosas de las manos y de los pies (fig. 540), y en las uñas del hombre. A *Epidermophyton* no se le conoce la formación de fase sexual o de microconidios; sus macroconidios son holotálicos, clavados, y aseptados o con varios septos.

A la familia Moniliaceae también pertenecen varias de las especies de hongos destructores de nemátodos, aunque no todos los hongos que capturan y destruyen nemátodos son deuteromicetes, ya que pueden ser encontrados entre otros grupos (Chytridiomycetes, Oomycetes, Zygomycetes y Basidiomycotina). Estos hongos capturan, matan y consumen nemátodos que viven libremente en el suelo o parasitando las raíces de muy diversas plantas. Los hongos destructores de nemátodos viven también en hojarasca, madera podrida, estiércol y otros restos vegetales en descomposición. Presentan una serie de características morfológicas y fisiológicas particulares para poder adaptarse a su vida nematófaga. Son principalmente de dos tipos, depredadores y endoparásitos. Los hongos depredadores desarrollan un extenso sistema micelial que a intervalos regulares forma trampas, recubiertas o no de una sustancia adhesiva, que son utilizadas para capturar y retener a la presa mientras esta es penetrada por hifas infectivas que consumen todo su contenido. Las trampas incluyen hifas, ramas, redes y botones adhesivos, anillos no constreñibles y constreñibles. Las esporas de los hongos depredadores son secas y grandes pues contienen mayor cantidad de sustancias de reserva que les permite, al germinar, desarrollar un micelio extenso con varios órganos de captura. Entre las especies más comunes se encuentran *Arthrobotrys conoides* (figs. 205-208) y *A. oligospora* (figs. 213-216), que forman redes adhesivas; *A. dactyloides* (figs. 209-212), *Dactylella bembicoides* y *Dactylaria bronchopaga*, que atrapan a sus presas por medio de anillos constreñibles, cuyas células se hinchan instantáneamente cuando un nemátodo pasa a través de ellos, sosteniendo al animal hasta que las ramas hifales invaden y digieren su cuerpo. Estos anillos son formados principalmente como respuesta a uno o más factores (conocidos con el nombre general de nemina) secretados por los nemátodos. La nemina tiene como principios activos tanto a ciertos aminoácidos (valina, leucina e isoleucina) como a péptidos específicos, que son lo componentes causantes de la inducción de la formación de los anillos. En otras especies, como en *Dactylaria candida*, puede presentarse una combinación de anillos no constreñibles y bulbos adhesivos como órganos de captura.

Los hongos endoparásitos no desarrollan un micelio extenso por fuera del nemátodo, sino un micelio endozoico y sólo las estructuras esporíferas son producidas en el exterior de los animales parasitados. Estos hongos existen en el medio en forma de pequeñas esporas húmedas y adhesivas con menor contenido de sustancias de reserva, pues únicamente requieren de la energía suficiente para penetrar la cutícula o el esófago del hospedante. Puede ser que las esporas se adhieran a la superficie del animal, generalmente cerca de las partes bucales, para entonces germinar e invadir el cuerpo, o que el nemátodo ingiera las esporas y estas al atorarse en el esófago germinen produciendo un micelio interno que mata al animal. Entre algunos de los hongos endoparásitos de nemátodos se encuentran ciertas especies de *Verticillium* y *Meria*, así como *Harposporium anguillulae* (figs. 217-219), que fue el primer hongo endoparásito descrito.

Se han realizado muchos estudios acerca de la ecología, la biología y la nutrición de los hongos destructores de nemátodos con el fin de conocer cuáles son las condiciones que favorecen su establecimiento, supervivencia y actividad depredadora o endoparasítica eficientes, ya que se ha pretendido utilizar estos hongos como agentes de control biológico de nemátodos fitoparásitos; sin embargo, aunque se han obtenido ciertos resultados positivos en el control de algunos nemátodos, a veces hasta en escalas por arriba de invernadero, los resultados han sido negativos a nivel de campo. De cualquier manera, la relación biológica existente entre estos peculiares hongos y los nemátodos continúa siendo un interesante aspecto de la investigación científica.

• Familia Dematiaceae. Los hongos incluidos en esta familia se caracterizan por tener hifas y conidios de color oscuro, aunque hay casos en que sólo las hifas o los conidios lo tienen. Los hongos dematiáceos, al igual que los moniliáceos, tampoco producen sus conidios en cuerpos fructíferos o esporóforos complejos. En cuanto a su modo de vida, la mayoría de las especies son saprobias, pero también hay parásitas de plantas, animales y humanos.

Los hongos del género *Alternaria* presentan una distribución mundial. Varias de las especies viven como saprobias en una multitud de medios distintos, pero son más comunes en restos de plantas o en plantas moribundas donde desarrollan abundantes conidios que el viento disemina fácilmente. Los conidios de estos hongos son de los más abundantes en el polvo de las casas y constituyen una de las principales causas fúngicas de alergias respiratorias en humanos; también son frecuentes las invasiones que hacen en los laboratorios donde ocasionan problemas al contaminar los cultivos de otros microorganismos. Hay especies que parasitan diversas plantas; por ejemplo, *A. solani* ataca a la papa ocasionando una enfermedad llamada tizón temprano, aunque puede afectar a otras plantas de la misma familia (Solanaceae) o de otras.

Los conidios de *Alternaria* se producen enteroblásticamente a través de poros en la pared de conidióforos zigzagueantes o **geniculados** (por lo que han sido denominados **porosporas**), generalmente en cadenas

con sucesión acrópeta, aunque a veces los conidios se forman de manera individual en los ápices de conidióforos que no pueden ser distinguidos morfológicamente de las hifas somáticas. Los conidios son obclavados u obpiriformes, multicelulares, con septos transversales y longitudinales; en la terminología de Saccardo se les denomina **dictiosporas** por la apariencia de red que les da la septación. *A. alternata* (fig. 221) es una de las especies más frecuentes; por lo general, vive como saprobia en muy diversos sustratos, aunque también puede comportarse como parásita de plantas, por ejemplo de diferentes semillas y granos.

Otras especies comunes de dematiáceos pertenecen a los géneros *Bipolaris*, *Cercospora*, *Cladosporium*, *Curvularia*, *Drechslera*, *Helminthosporium*, *Humicola*, *Nigrospora*, *Torula* y *Chalara* (=*Thielaviopsis*).

Bipolaris maydis (=*Helminthosporium maydis*) (fig. 222) es el agente causal del tizón de las hojas del maíz, una enfermedad que ha causado grandes pérdidas económicas en el cultivo de esta planta. El nombre genérico de este hongo alude a la germinación bipolar de los conidios; estos, como los de *Alternaria*, también son porosporas, es decir, conidios que se originan enteroblásticamente a través de poros en la pared de conidióforos geniculados, pero no forman cadenas y únicamente tienen septos transversales; según Saccardo serían llamadas **fragmosporas**.

Las especies de *Cercospora* son numerosas y causan manchas foliares en diversas plantas, incluyendo algunas que se utilizan como alimento; por ejemplo, *C. apii*, originalmente descrita como el agente causal de la mancha foliar del apio, una enfermedad muy destructiva, también es patógena de otras plantas, como remolacha, tabaco, lechuga, jitomate y papa. Es interesante mencionar la patogenicidad de esta especie hacia el hombre. Existe un caso de micosis en los tejidos cutáneos y subcutáneos de la cara de un niño en Indonesia; la cepa del hongo aislada del paciente ocasionó los síntomas típicos en las hojas de diversas plantas inoculadas con la misma. Otra especie de importancia económica es *C. musicola*, que causa manchas foliares en las plantas de plátano. La patogenicidad de ciertas especies, como *C. rodmanii*, ha sido aprovechada por el hombre para el control biológico de plantas que se vuelven plagas, como sucede con el lirio acuático. Los conidios de *Cercospora* son muy largos, multicelulares con septos transversales (fragmosporas), producidos a través de poros en conidióforos geniculados.

Las especies de *Cladosporium* se encuentran entre las más abundantes en la naturaleza. Típicamente producen conidios holoblásticos en cadenas con sucesión acrópeta, generalmente unicelulares, aunque también se forman los llamados **ramoconidios**, con uno o dos septos; ambos tipos de conidios se reconocen fácilmente por las cicatrices polares (hilos) que aparecen como anillos oscuros, en vista frontal, o como bandas oscuras, en vista lateral. *C. cladosporioides* (fig. 233) es una de las especies de *Cladosporium* más comunes. Vive como saprobia en el suelo, donde se le halla frecuentemente, aunque también se le aísla del aire y del agua; además es capaz de vivir como parásita de diversas plantas, como el limonero y el barbasco. *C. resinae* es notable por su capacidad de asimilar los hidrocarburos del combustible para avión. Cuando en los tanques de gasolina hay algo de humedad, el hongo se puede desarrollar y el micelio y los conidios llegan a bloquear los conductos de combustible; obviamente, esto resulta peligroso para las aeronaves en vuelo, por lo que constantemente se realizan inspecciones cuidadosas a los sistemas de almacenamiento y conducción del combustible. *C. carrionii*, junto con otros dematiáceos, como *Phialophora verrucosa* y *Ph. pedrosoi*, causan la cromomicosis en el hombre, una infección más o menos localizada de la piel y de los tejidos subcutáneos.

Curvularia, *Drechslera* y *Helminthosporium* producen conidios relativamente grandes, con septos transversales únicamente (fragmosporas) que, en la terminología moderna relacionada con la ontogenia conidial, son calificados como conidios de tipo porosporas, es decir, conidios que se originan enteroblásticamente a través de poros en la pared de los conidióforos. Los conidios de *Curvularia* son usualmente curvados, con las células de los extremos de color más pálido que las otras. Dentro de este género hay especies saprobias o parásitas de plantas. *C. geniculata* (fig. 224) es una especie comúnmente aislada del suelo y de restos vegetales. Los conidios de *Drechslera* son de pared gruesa, curvados, claviformes o cilíndricos, mientras que los de *Helminthosporium* son típicamente obclavados (fig. 225). Las especies de *Drechslera* y de *Helminthosporium* son frecuentemente encontradas como parásitas de gramíneas de importancia económica, incluyendo avena, caña de azúcar, maíz, trigo y sorgo.

Humicola grisea (fig. 226) es un dematiáceo que habita como saprobio en el suelo. Sus conidios son globosos, de pared gruesa, y cada uno se origina holotálicamente, por hinchamiento de una célula terminal (aleuriosporas).

Nigrospora sphaerica (fig. 227) es otro ejemplo de un hongo que produce aleuriosporas; estas son conidios esféricos, de color negro, que nacen de células conidiógenas hialinas, infladas, en forma de frasco. Esta especie vive como saprobia en el suelo, pero también puede atacar una gran variedad de plantas en las regiones tropicales.

Orbimyces spectabilis (fig. 228) es un hongo saprobio, acuático, que se caracteriza por sus conidios provistos de ramas radiales que le dan una apariencia estrellada (**estaurosporas**); estos conidios se forman holoblásticamente.

Torula graminis (fig. 229) produce cadenas de blastosporas (conidios holoblásticos) epicuticular y subcuticularmente en las hojas de gramíneas como el arroz. Otras especies de *Torula* viven epifíticamente sobre los exudados de insectos que habitan sobre plantas y que se alimentan de las esporas del hongo.

Chalara basicola (=*Thielaviopsis basicola*) (figs. 230-233) tiene su estado sexual en el género *Ceratocystis* (Euascomycetes). Se caracteriza por formar cadenas de conidios enteroblásticos a partir de fiálides muy largas y adelgazadas hacia los ápices, las cuales pueden encontrarse aisladas o estar dispuestas en vertici-

los; además de estos conidios (también llamados endoconidios), esta especie produce aleuriosporas (conidios holoblásticos) oscuras, con varios septos transversales.

• Familia Stilbellaceae. Todas las especies de hongos incluidas en la familia Stilbellaceae se distinguen en por tener sus conidióforos unidos en sinemas. Entre las especies saprobias o parásitas de plantas se pueden mencionar las siguientes:

Dendrostilbella sp. (figs. 234-235) es un hongo saprobio que produce sinemas de unos 5 a 8 mm de altura; en la parte apical de los mismos se originan los conidios en fiálides, los cuales se acumulan formando una gota de mucílago verdoso.

Graphium ulmi (figs. 236-237), ahora considerado como *Pesotum ulmi*, es el estado conidial de *Ceratocystis ulmi* (Euascomycetes, Plectomycetidae), el agente causal de la enfermedad del olmo holándes. También forma sinemas de varios milímetros de altura, de color oscuro, con una cabeza mucilaginosa que contiene los conidios; estos se producen en las fiálides (fialosporas) colocadas en las puntas de los conidióforos que componen el sinema. Otras especies de *Graphium*, como *G. penicillioides* y *G. puterdinis*, son comúnmente aisladas de madera y restos vegetales, y producen sinemas fácilmente en cultivo.

Stilbella flavida (figs. 238-239) es el estado asexual de *Mycena citricolor* (Holobasidiomycetes), el agente causal de una enfermedad del cafeto denominada "ojo de gallo", por las lesiones características que ocasiona en las hojas de la planta. Esta especie produce sinemas de varios milímetros de altura, de color amarillento, con una cabeza que contiene los conidios (fialosporas) embebidos en una matriz mucilaginosa.

Doratomyces stemonitis (figs. 20, 241) es un hongo saprobio, común en el suelo, que forma sinemas oscuros en la base, pero con la mitad superior blanquecina y pulverulenta debido a los conidios (fialosporas) secos que produce en las fiálides que emergen lateral y oblicuamente de las puntas de los conidióforos.

• Familia Tuberculariaceae. La característica que distingue a los hongos incluidos en esta familia es la formación de esporodoquios, estructuras que normalmente se desarrollan en condiciones naturales, pero que no siempre se presentan cuando estos hongos son cultivados en el laboratorio; así sucede, por ejemplo, en algunas especies de *Fusarium* que producen sus conidios en conidióforos aislados y no arreglados formando un esporodoquio. Aún más, hay especies de *Fusarium* que no producen esporodoquios ni en condiciones naturales, lo cual indica que la presencia o ausencia de este carácter no debiera ser considerada fundamental para separar las especies de moniliáceos y tuberculariáceos. De cualquier manera, por conveniencia práctica, en Tuberculariaceae se incluyen unos 160 géneros de hongos que generalmente forman esporodoquios en condiciones naturales. Existen formas saprobias que viven en el suelo y en restos de plantas, así como parásitas de vegetales y productoras de micotoxinas. Algunos ejemplos representativos se indican a continuación.

Epicoccum purpurascens (fig. 24) es un hongo saprobio, frecuentemente aislado del suelo y de varias semillas. Sus conidios son de color moreno rojizo oscuro, tienen septos transversales y longitudinales (dictiosporas), y se originan en racimos a partir de conidióforos arreglados en esporodoquios; por la disposición de los septos y los conidios durante su formación se dice que tienen un desarrollo murógeno, es decir, que forman muros o paredes. En la terminología relacionada con la conidiogénesis se les conoce como aleuriosporas muriformes.

Las especies del género *Fusarium* (figs. 242-245) tipicamente producen dos tipos de conidios, denominados macroconidios y microconidios debido a sus respectivos tamaños, ambos a partir de fiálides (fialosporas). Los macroconidios son largos y curvados, multiseptados, en forma de creciente lunar o de canoa y generalmente se originan de conidióforos dispuestos en esporodoquios, aunque también se pueden formar en conidióforos separados. Los microconidios generalmente son unicelulares y de forma ovalada o esferoidal. En ocasiones se forman conidios de apariencia intermedia entre los macroconidios y los microconidios. Existen especies de *Fusarium* que parasitan diversas plantas en las que generalmente causan un marchitamiento. El micelio y los conidios del hongo invaden los tejidos vasculares llegando a bloquear físicamente la translocación del agua y provocando el marchitamiento cuando suficientes vasos son taponados. Además, algunas especies, como *F. oxysporum* (fig. 242), producen toxinas que afectan la permeabilidad de las membranas celulares, alteran el metabolismo y contribuyen así a causar el marchitamiento. *F. oxysporum* tiene muchas variedades o cepas patógenas capaces de invadir y causar marchitamiento de plantas tan importantes para el hombre como tomates, plátanos, camotes, perales y muchas más. Otras especies de este género son: *F. moniliforme*, que ataca el maíz, produce largas cadenas de microconidios que se deslizan hacia la base de la cadena y se acumulan en gotas de mucílago en las bocas de las fiálides; *F. lini*, que ataca las plantas de lino, produce sus macroconidios en esporodoquios típicos. Las especies de Fusarium micotoxígenas, como *F. poae*, *F. tricinctum* y *F. graminearum*, entre otras, serán tratadas posteriormente en este libro, en el capítulo 15, que trata de los hongos productores de micotoxinas. *F. solani* (fig. 243) es el estado conidial de *Nectria haematococca* (Euascomycetes), mientras que otra especie de *Nectria*, *N. cinnabarina*, tiene a *Tubercularia vulgaris* (figs. 247-249) como su estado conidial. Esta última especie, también perteneciente a la familia Tuberculariaceae, produce esporodoquios sobre estromas en la corteza de las ramas del ciruelo o de otros frutales de la misma familia (Rosaceae); en estos esporodoquios se producen conidióforos con fiálides formadoras de conidios unicelulares, elipsoidales y hialinos.

Starkeyomyces koorchalomoides (fig. 246) es otro hongo que forma sus conidióforos en esporodoquios sobre restos vegetales. Sus conidios se caracterizan por tener un apéndice membranáceo en uno de los extremos.

Figuras 180-191. Blastomycetes - Hyphomycetes.

180. Células vegetativas de *Sporobolomyces roseus*, una de ellas con una balistospora sobre el esterigma, x 1000. **181.** Células de *Torulopsis taboadae* con gemación multipolar, x 1800. **182.** Células de *Kloeckera apiculata* con gemación bipolar, x 3000. **183.** Seudomicelio de *Candida valida*, x 1000. **184.** Microesclerocio o bulbilo de *Papulaspora* sp., x 1000. **185.** Esclerocios de *Sclerotium rolfsii*, x 65. **186.** Conidióforo de *Aspergillus flavus* con cabeza conidial biseriada, x 520. **187.** Conidióforos de *A. ochraceus*, x 600. **188-190.** Etapas en el desarrollo de conidióforos de *A. clavatus*, con cabeza conidial uniseriada, x 600. **191.** Conidióforo de *A. repens* con cabeza conidial uniseriada, x 1600.

Figuras 192-204. Hyphomycetes.

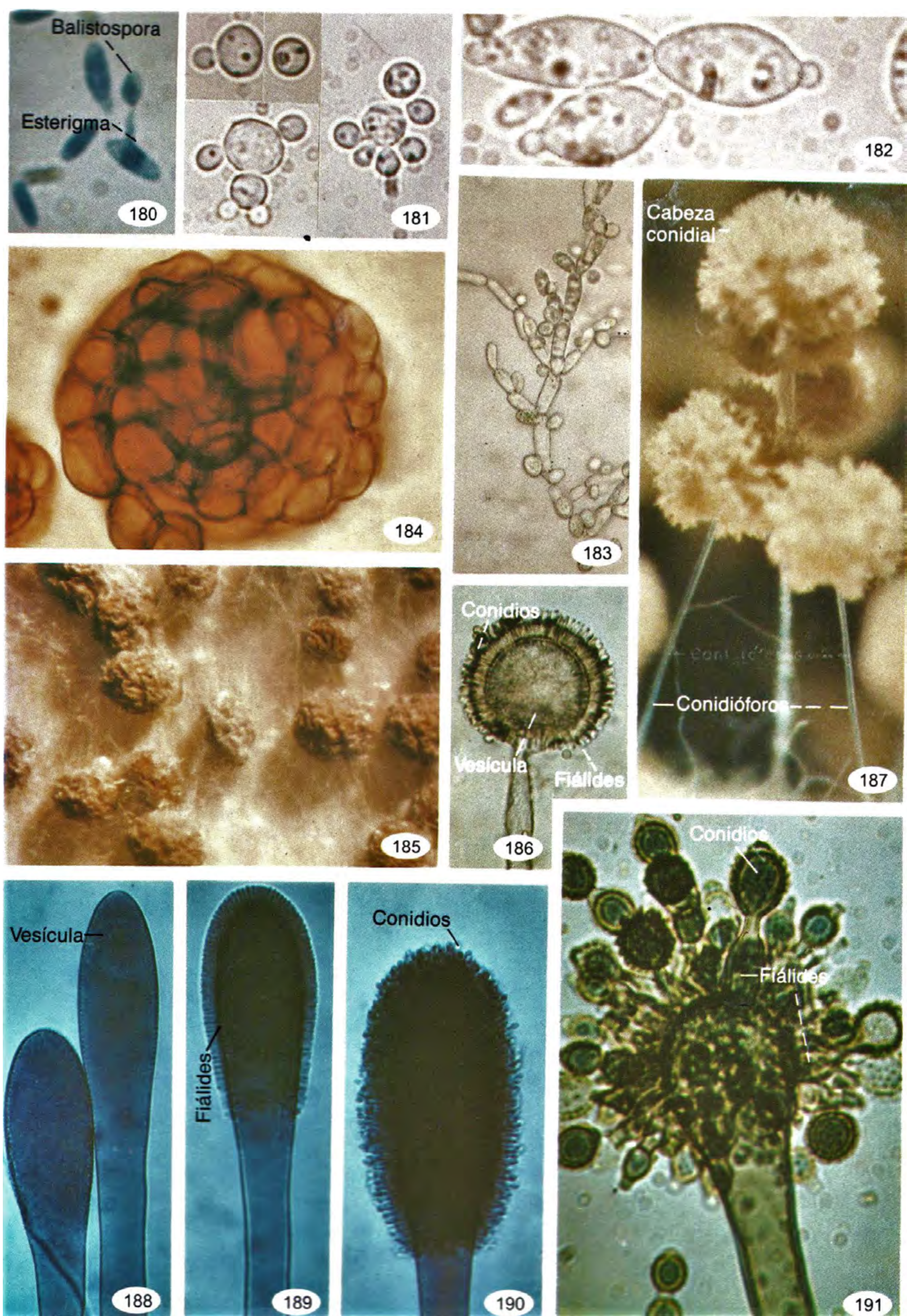
192. Conidióforo de *Botrytis cinerea* con conidios producidos en vesículas terminales, x 100. **193.** Conidios sueltos de *Geotrichum candidum*, x 1250. **194.** Conidióforo de *Monilia fructicola* con conidios en cadenas, x 250. **195.** Conidióforo de *M. sitophila*, x 200. **196.** Conidios de *M. sitophila* en cadenas ramificadas dicotómicamente, x 500. **197.** Conidióforo de *Chromelosporium ollare* (=*Ostracoderma epigaeum*) con conidios producidos en un verticilo terminal de vesículas o ámpulas, x 160. **198.** Sinemas de *Penicillium claviforme* en agar, x 1. **199.** Conidióforos de *P. italicum* con métulas, fiálides y conidios, x 200. **200.** Conidióforo de *Paecilomyces fumosoroseus* con verticilos de fiálides productoras de conidios, x 750. **201.** Conidióforos sobre un cordón de hifas de *Oedocephalum* sp., con conidios producidos en una vesícula o ámpula terminal, x 440. **202.** Vesícula terminal de un conidióforo de *Oedocephalum* sp. con conidios, x 500. **203.** Conidióforos de *Scopulariopsis brevicaulis* con verticilos de fiálides productoras de conidios, x 500. **204.** Conidióforo de *Trichoderma viride* con verticilos de fiálides productoras de conidios, x 500.

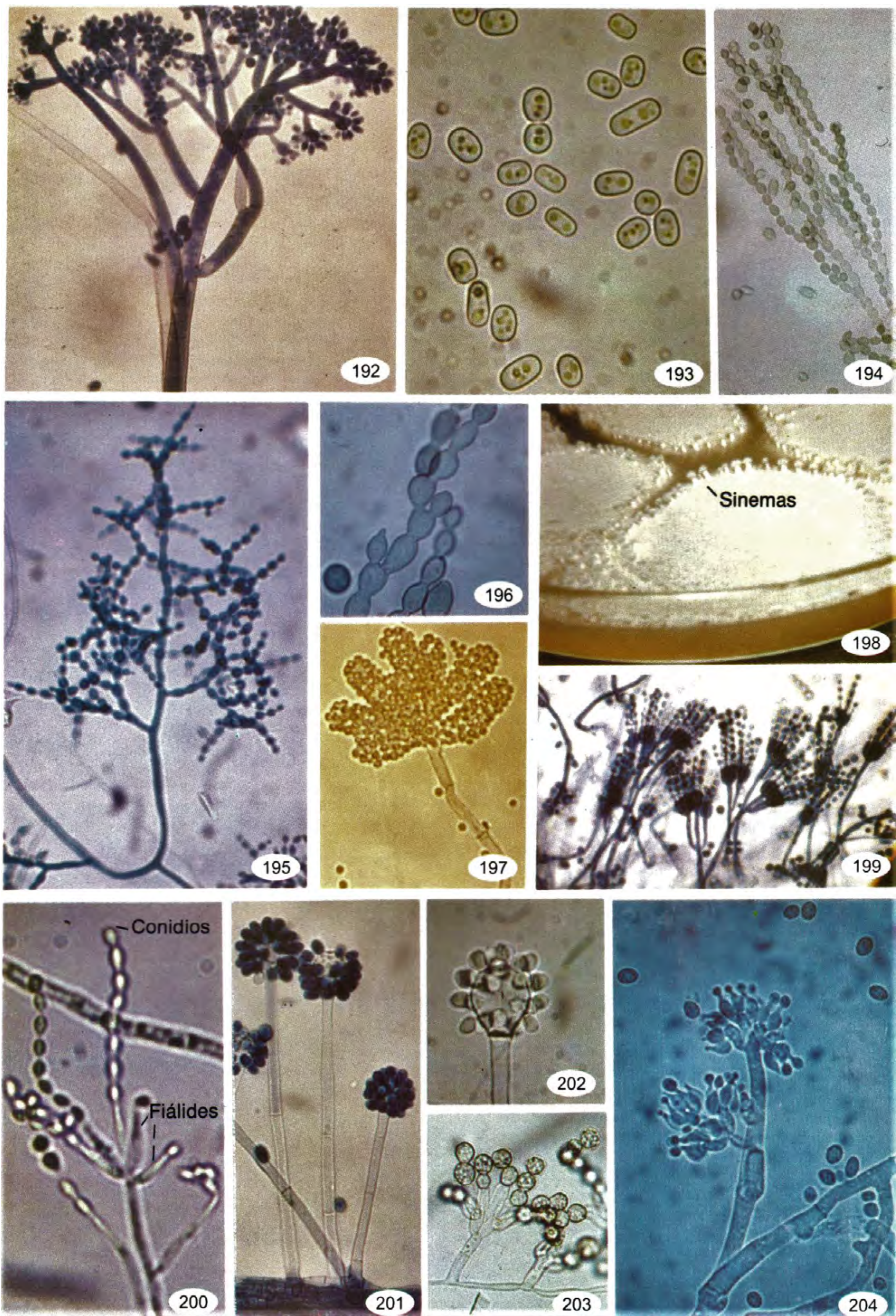
Figuras 205-212. Hyphomycetes.

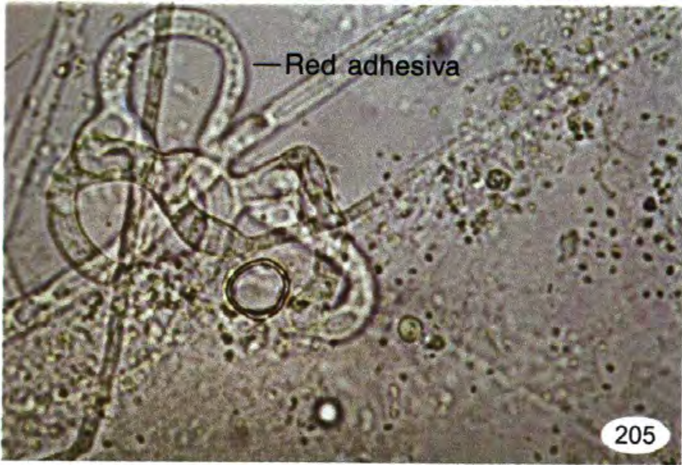
205-208. Estructuras de *Arthrobotrys conoides*. **205.** Red adhesiva, x 500. **206.** Nemátodo del género *Rhabditis atrapado*, por su región anterior, en la red, y una clamidospora, x 500. **207.** Conidióforos con racimos de conidios, x 500. **208.** Conidios sueltos, x 500. **209-212.** Estructuras de *A. dactyloides*. **209.** Conidio, x 800. **210.** Nemátodo del género *Rhabditis* atrapado en dos sitios por medio de anillos constreñidos (flechas), x 500. **211.** Un anillo abierto, x 1200. **212.** Nemátodo, del mismo género, inserto en un anillo abierto, y lateralmente un anillo cerrado, x 1200.

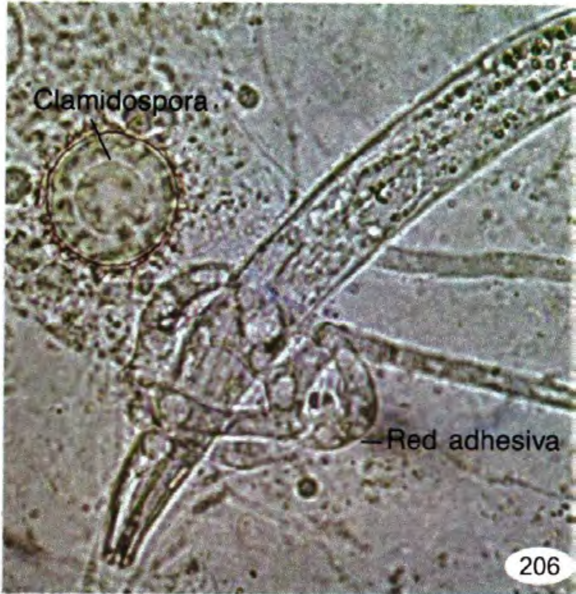
Figuras 213-219. Hyphomycetes.

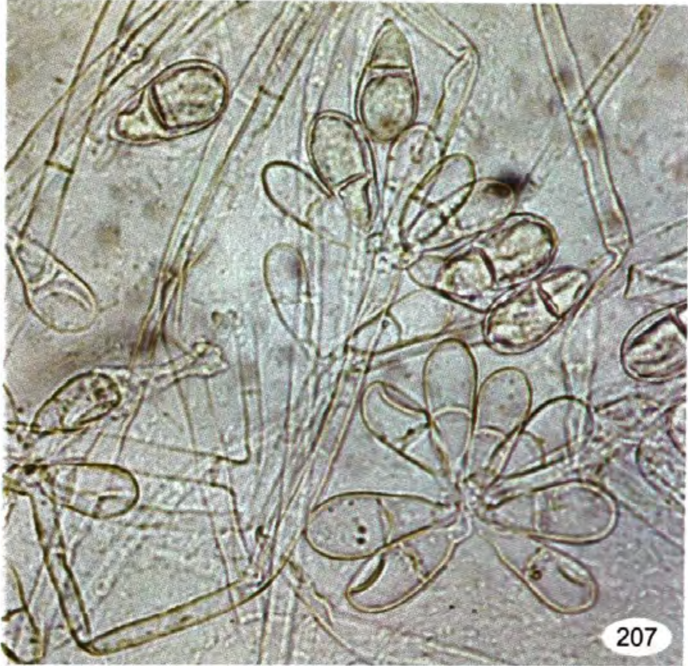
213-219. Estructuras de *Arthrobotrys oligospora*. **213.** Nemátodo del género *Aphelenchus* atrapado, por su región anterior, en una red adhesiva, x 150. **214.** Red adhesiva y clamidosporas, x 500. **215.** Conidióforo con varios racimos de conidios, x 100. **216.** Conidióforos con nudos intercalares de donde se desprendieron los conidios que están sueltos, x 800. **217-219.** Estructuras de *Harposporium anguillulae*. **217.** Nemátodo del género *Rhabditis* con las clamidosporas del hongo en su interior y los conidióforos emergiendo a través de la cutícula, x 500. **218.** Nemátodo del mismo género repleto de clamidosporas; nótense los levantamientos de la cutícula (flecha) debido al desarrollo de los conidióforos hacia el exterior, x 500. **219.** Conidióforo con dos fiálides globosas y un conidio falcado, x 500.


Balistospora
Esterigma
180
181
182
Cabeza
conidial
184
183
Conidios
Vesícula
Fiálides
186
Conidióforos
187
185
Vesícula
188
Fiálides
189
Conidios
190
Conidios
Fiálides
191

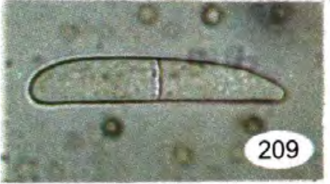

192
193
194
Sinemas
196
198
195
197
199
Conidios
Fiálides
200
201
202
203
204

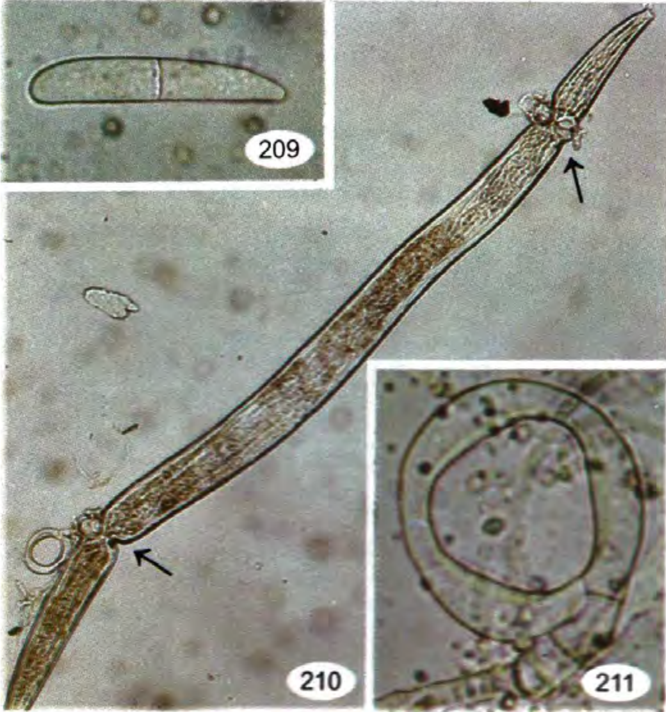

Red adhesiva
205


Clamidospora
Red adhesiva
206

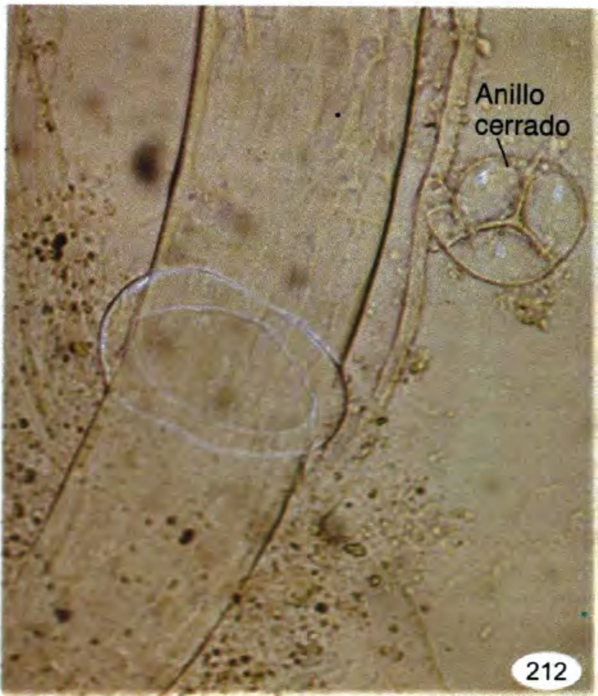

207


208


209

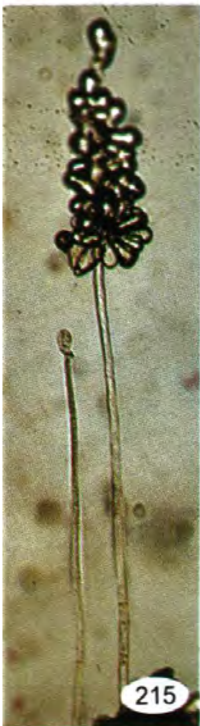

210


211

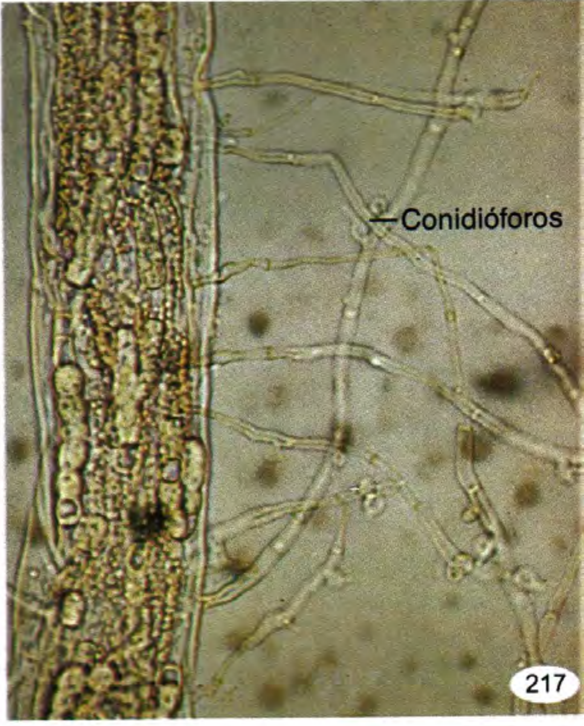

Anillo
cerrado
212

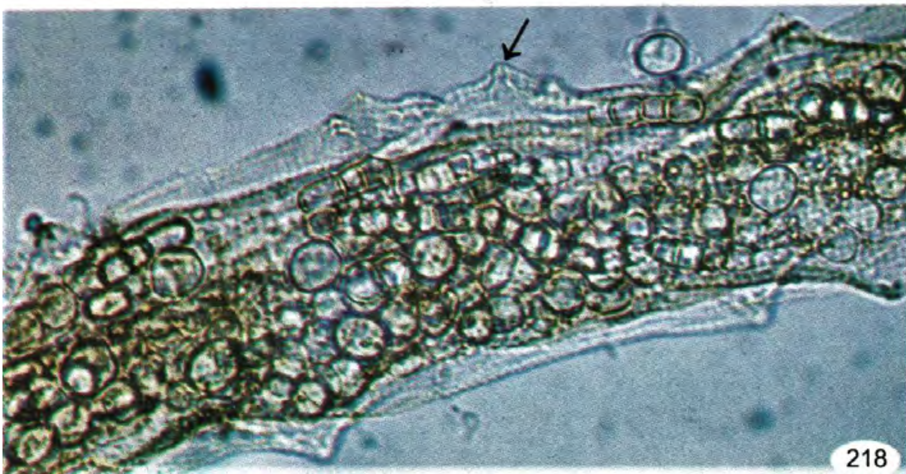

213


214


215


216


Conidióforos
217


218


Conidio
219

CLASE COELOMYCETES

El nombre Coelomycetes se aplica a los hongos imperfectos que forman sus conidios en conidióforos contenidos en estructuras especiales denominadas acérvulos y picnidios, es decir, los conidios se forman dentro de una cavidad forrada por tejido fúngico, por tejido del hospedante, o por una combinación de ambos, según el caso. En este sentido, este grupo de hongos se distingue de los Hyphomycetes, en los que los conidios se forman a partir de hifas modificadas (conidióforos con células conidiógenas), separadas o agregadas, que se desarrollan en la superficie de un sustrato determinado y no se encuentran cubiertas por un tejido fúngico o un tejido hospedante adicional. Este es un importante grupo de hongos que incluye muchos patógenos de plantas, saprobios del suelo y biodeterioradores. Se conocen un.as 750 especies; se encuentran principalmente en las regiones tropicales y templadas, menos frecuentemente en las regiones antárticas y árticas, y son capaces de crecer, reproducirse y sobrevivir en una amplia variedad de condiciones ecológicas. Pueden ser aislados de suelos cultivados y no cultivados de diferentes tipos, de la hojarasca y de otros desechos orgánicos, tanto de fuentes naturales como de productos manufacturados (especies biodegradadoras y biodeterioradoras), de agua dulce y de agua salada, de otros hongos y líquenes, y de insectos y vertebrados. La mayoría de los Coelomycetes producen conidios mucilaginosos que no son liberados con fuerza, pero sí dispersados por el agua de varias maneras; no obstante, sus conidios constituyen una pequeña proporción de las esporas de hongos en el aire. Sus actividades en relación con los sustratos vegetales son muy diversas; constantemente son asilados de plantas junto con otros organismos por lo que es difícil definir, sin una prueba experimental adecuada, si están funcionando como patógenos primarios, como habitantes secundarios o si se encuentran desempeñando un papel complejo como uno de varios factores que condicionan una enfermedad. Ciertos Coelomycetes invaden las raíces de plantas y ocasionan alguna enfermedad, pero la mayoría habita la rizosfera sin infectar las raíces. Muchas especies son patógenas de plantas importantes en agricultura y silvicultura, de plantas ornamentales y de hierbas, provocando lesiones en hojas, tallos y raíces, tizones y antracnosis, cánceres y tumoraciones. Además de causar enfermedades en los tejidos vegetativos, hay Coelomycetes que producen tizones en flores, hipertrofia de anteras, pudrición de frutos en crecimiento o ya cosechados, y reducción en la viabilidad de semillas y transmisión de enfermedades por semillas. Finalmente, muchos otros Coelomycetes también ocasionan muerte regresiva (de las puntas de las ramas hacia la base de la planta) y otras condiciones patológicas similares en arbustos y árboles.

Como ya se indicó al tratar los problemas relacionados con la clasificación de los Deuteromycotina, las modalidades de conidiogénesis son ahora los caracteres taxonómicos fundamentales que se utilizan para establecer las relaciones naturales de los grupos, pues representan características estables de las especies, tanto en condiciones naturales como en las de cultivo. El uso de términos como Coelomycetes e Hyphomycetes continúa no porque denominen categorías taxonómicas formales, sino porque son nombres populares que han sido utilizados durante mucho tiempo y que, para el nivel de textos introductorios como el presente, constituyen términos colectivos prácticos para describir ciertos grupos de hongos. Hay que señalar, por ejemplo, que esto mismo ha sucedido con el uso de los términos Phycomycetes, Ascomycetes y Basidiomycetes. Por estas razones, en la discusión que continúa de los Coelomycetes se seguirá el sistema saccardiano de clasificación que distingue el orden Melanconiales, para los hongos con acérvulos, y el orden Sphaeropsidales, para los hongos con picnidios, aun cuando se reconoce que Sutton (1980), uno de los principales especialistas en taxonomía de Coelomycetes, ya ha establecido un si tema experimental de clasificación de estos hongos, basado principalmente en la conidiogénesis, en el que primero distingue si las especies forman taloconidios o blastoconidios, y después si los conidios se originan de picnidios o de estromas, específicamente denominados **conidiomas picnidiales** y **conidiomas estromáticos**. Sutton utiliza el término **conidioma** para definir cualquier estructura formada por hifas que produzca conidios, ya sea esta un conidióforo separado, un sinema, un esporodoquio, un acérvulo o un picnidio.

Orden Melanconiales

Comprende una sola familia, la Melanconiaceae. Muchas de las especies son parásitas de plantas en las que causan unas enfermedades llamadas antracnosis. Los acérvulos, que son las estructuras distintivas, se pueden desarrollar debajo de la cutícula o de la epidermis del hospedante, pero eventualmente se vuelven **errumpentes** al madurar y liberan los conidios embebidos en gotas de mucílago, que pueden ser de color blanco, crema, rosa, anaranjado, negro u otro, dependiendo de la pigmentación de los conidios.

El género *Colletotrichum* es uno de los más importantes y difundidos en la naturaleza, supuestamente con más de 1 000 especies que causan antracnosis en una amplia gama de hospedantes. *Colletotrichum* típicamente tiene conidios elongados, hialinos, aseptados (excepto antes de germinar, que pueden formar un septo), producidos enteroblásticamente en fiálides cilíndricas y hialinas. A menudo presentan cerdas o setas de color café, lisas y septadas, en los acérvulos. Algunos autores separan el género *Gloeosporium*, con acérvulos desprovistos de cerdas, del género *Colletotrichum*, pero como esta característica es variable, particularmente en condiciones de cultivo, hay la tendencia a considerar ambos géneros como *Colletotrichum*. La morfología de los apresorios de este hongo también es considerada en la identificación de las especies; los apresorios son de color café, pero pueden

ser de borde entero, crenado o irregular, y simples o con germinación múltiple para producir columnas complejas de varios apresorios conectados.

No obstante, hay que señalar que la taxonomía de este género se ha basado principalmente en los criterios descriptivos clásicos, como son la forma y tamaño de los conidios, y la ausencia o presencia de cerdas, y la morfología de estas, en los acérvulos; también, han sido utilizados otros criterios suplementarios como el tipo de daño en el hospedante así como la identidad de este. Como resultado de esto, se han descrito varios cientos de especies, con una lista excepcionalmente larga de sinónimos; de manera que es necesario continuar estudiando estos hongos para poder determinar la naturaleza de las cerdas, de los esclerocios, de los conidios y de los apresorios, el comportamiento en cultivo, así como la gama de hospedantes por medio de inoculaciones cruzadas, con objeto de tratar de llegar a un sistema para la clasificación e identificación de las especies de *Colletotrichum* que, además de práctico, sea más lógico y apegado a la realidad.

De las 22 especies de *Colletotrichum*, ya reconocidas por micólogos modernos, *C. gloeosporioides* (fig. 250) es probablemente una de las más ubicuas; corresponde al estado conidial de *Glomerella cingulata* (Euascomycetes, Pyrenomycetidae), un ascomicete patógeno de muchas plantas diferentes (ha sido registrado en 470 géneros de hospedantes). *C. circinans* (figs. 251-252) y *C. falcatum* (fig. 23), dos de las especies con conidios falcados, parasitan el frijol y la caña de azúcar, respectivamente. Otras especies de importancia por causar enfermedades en plantas comestibles son *C. musae*, en el plátano; *C. lindemuthianum*, en el frijol y la alfalfa, entre muchas otras plantas, y *C. graminicola*, en el maíz.

Otros géneros pertenecientes a los Melanconiales son *Melanconium*, *Marssonina*, *Entomosporium*, *Pestalotia* y *Cylindrosporium*. *Melanconium atrum* produce acérvulos oscuros en la corteza de encinos, con conidios elipsoides, aseptados, de color café, que se originan holoblásticamente de fiálides anilladas. *Marssonina fragariae*, el estado conidial de *Diplocarpon earlianum* (Euascomycetes, Discomycetidae), ataca a la fresa, en la que forma acérvulos de color café oscuro, con conidios hialinos, bicelulares, producidos holoblásticamente en fiálides anilladas. *M. rosae*, el estado conidial de *D. rosae*, causa la mancha negra en las hojas de los rosales, y *M. populi* produce el tizón de las hojas y de las ramas del álamo. Los miembros del género *Entomosporium* se caracterizan porque sus conidios, que se producen holoblásticamente en fiálides, presentan una célula basal y una célula apical más grandes que las dos o más células laterales que se originan de la parte superior de la célula basal, y porque las células apical y laterales están provistas, cada una, de un apéndice celular, flexuoso, hialino, no ramificado, lo que da a los conidios una apariencia semejante a un insecto. Se reconoce una sola especie, *E. maculatum*, con su fase sexual en *D. mespili*, que causa lesiones en hojas y frutos de manzano, peral y tejocote, entre otros hospedantes. Del género *Pestalotia* han sido descritas 220 especies, pero aquí también se presenta el mismo problema que con *Colletotrichum*, ya que las especies han sido descritas como nuevas según el hospedante que parasiten, sin haber realizado un estudio que abarque las inoculaciones cruzadas de hospedantes y la morfología detallada de sus estructuras, incluyendo la conidiogénesis. Por tanto, Sutton, el especialista ya mencionado, acepta solamente una especie, *P. pezizoides*, que se caracteriza por formar conidiomas estromáticos, cupuliformes, de color café oscuro o negro, primero inmersos y después errumpentes, con conidios fusiformes, rectos o ligeramente curvados, de seis células, la basal y la apical hialinas y las cuatro de la parte media pigmentadas de color moreno claro; la célula apical de cada conidio está provista de tres a nueve apéndices simples o ramificados, hialinos (fig. 253). Los conidios se producen holoblásticamente en fiálides anilladas. Este hongo es capaz de parasitar una gran cantidad de plantas diferentes, incluyendo, por ejemplo, vid, pino, camelia y azalea. *Cylindrosporium concentricum*, la única especie ahora aceptada en el género *Cylindrosporium*, es el estado conidial de *Pyrenopeziza brassicae* (Euascomycetes, Discomycetidae); produce acérvulos subcuticularmente en las hojas de la col y del nabo, con conidios cilíndricos, hialinos, aceptados, generados enteroblásticamente en fiálides.

Orden Sphaeropsidales

Los hongos de este orden se caracterizan por producir sus conidios en picnidios, los cuales pueden variar mucho según las especies. Los picnidios pueden desarrollarse en la superficie del sustrato o estar inmersos en este; ser globosos, alargados o cupuliformes, uniloculares o multiloculares, y de color claro u oscuro. Según estas características, los Sphaeropsidales se dividen en las familias Sphaeropsidaceae, con picnidios de color oscuro, globosos, de consistencia carbonosa o de piel, estromáticos o no estromáticos, y generalmente provistos de ostiolo; Zythiaceae, con picnidios como en Sphaeropsidaceae, pero de color claro y de consistencia suave o cerosa. Otras dos familias, la Leptostromataceae, con picnidios en forma de escudo, alargados y aplanados, y la Excipulaceae (=Discellaceae), con picnidios en forma de copa o de plato, no serán tratadas en este libro.

• Familia Sphaeropsidaceae. Esta es una familia que incluye numerosas especies saprobias y especies parásitas de plantas. Entre los géneros con conidios hialinos, más comúnmente citados, están *Phoma*, *Macrophoma*, *Phyllosticta*, *Dendrophoma* y *Phomopsis*. Sin embargo, hay que señalar nuevamente que la taxonomía de estos hongos se encuentra en revisión debido a los mismos problemas mencionados para *Colletotrichum* y *Pestalotia* de los Melanconiales. Hasta ahora han sido descritas más de 2 000 especies del género *Phoma*, dentro del cual han sido incluidos todos los hongos que habitan en ramas y tallos de plantas y que forman picnidios con conidios pequeños, unicelulares y hialinos. La separación de las especies ha sido hecha dependiendo de ligeras diferencias morfológicas y tipo de hospedante. Esto ha llevado a describir una multitud de especies, lo que no refleja las relacio-

nes fundamentales entre los taxa, ni tiene un sentido práctico que tanto valor representa para los micólogos, fitopatólogos y ecólogos. *Macrophoma* ha sido artificialmente distinguida de *Phoma* sólo por el mayor tamaño de sus conidios (mayor de 15 μm en el primero, y hasta de 15 μm en el segundo). *Dendrophoma* se distingue de los dos géneros anteriores porque posee conidióforos ramificados, y *Phyllosticta* solamente se separa de *Phoma* por crecer en hojas y no en tallos. Si se considera, además, que puede haber formas intermedias en cuanto a morfología o que pueden crecer en hojas y en tallos, es obvio que separar así a estos hongos picnidiales no es conveniente, lógico o científico. Por tanto, sólo se indican aquí algunos representantes del género *Phoma* (figs. 254- 256), con picnidios globosos inmersos o seminmersos, algunas veces errumpentes, uniloculares, de color café, ostiolados; los conidios se originan enteroblásticamente en fiálides con collarcillo, y son hialinos, aseptados, elipsoidales, y expulsados en un cirro mucilaginoso. La especie *Ph. pomorum*, que ataca al manzano, presenta además unas clamidosporas que tienen la apariencia de conidios de *Alternaria* (clamidosporas alternarioides). Son demasiado numerosos los tipos de plantas que pueden atacar las especies de *Phoma* como para enlistarlos, pero los hospedantes abarcan hierbas, arbustos y árboles de todas clases.

El género *Phomopsis* (figs. 257-258) se distingue por formar conidiomas estromáticos, inmersos, oscuros, uniloculares o multiloculares, y dos tipos de conidios, los α-conidios que son rectos y fusiformes, y los β-conidios (también llamados **escolecosporas**) que son filiformes, rectos o, más frecuentemente, con un extremo en forma de gancho. Ambos conidios se producen enteroblásticamente en fiálides con pequeños collarcillos. Entre las especies que han sido encontradas parasitando plantas están *Ph. stipata*, en hojas de duraznero, y *Ph. obscurans*, en hojas de fresa.

El género *Pyrenochaeta* (fig. 259) forma picnidios oscuros, inmersos o superficiales, uniloculares, con cerdas oscuras rodeando el ostíolo, y con conidios cilíndricos, aseptados y hialinos. *P. lycopersici* infecta las raíces del jitomate, y *P. unguishominis* fue encontrado en las uñas de los dedos de los pies de un hombre.

Otros Sphaeropsidaceae importantes son *Diplodia*, con conidios oscuros y bicelulares, y *Septoria*, con conidios largos, hialinos o verdosos y con uno o más septos. *D. mutila*, estado conidial de *Botryosphaeria stevensii* (Euascomycetes, Pyrenomycetidae), ha sido encontrado parasitando manzano, duraznero, peral, jitomate, pinos, álamos, olmos, camote, vides, maíz y muchas otras plantas. *S. apii* causa el tizón del apio, *S. lycopersici* produce manchas foliares en el jitomate y *S. rubi*, manchas foliares en el frambuesero. También la taxonomía de Septoria necesita ser revisada y actualizada ya que, de la misma manera que en algunos de los géneros discutidos, han sido descritas demasiadas especies (más de 2 000) basándose principalmente en el tipo de hospedante afectado.

• Familia Zythiaceae. Esta familia también incluye numerosas especies, aunque sólo algunas de ellas son de importancia económica. Los picnidios son generalmente de colores claros o brillantes, de paredes suaves o cerosas, y estromáticos o no estromáticos. Pueden ser mencionadas *Endothiella gyrosa* (figs. 260-261), el estado conidial de *Endothia parasitica* (Euascomycetes, Pyrenomycetidae), causante del tizón del castaño; *Aschersonia*, un género de hongos parásitos de insectos escama, que ha sido utilizado en Florida, EUA, en el control biológico de dichos insectos. *Zythia fragariae* es el estado conidial de *Gnomonia fragariae* (Euascomycetes, Pyrenomycetidae) y causa la pudrición terminal de los tallos de la fresa.

CICLO PARASEXUAL

No se puede finalizar una discusión acerca de los deuteromicetes, por somera que sea, sin comentar el ciclo parasexual que se presenta en estos hongos y que es de particular importancia por ser en la parasexualidad donde se originan las variaciones genéticas que les permiten a los hongos imperfectos ir adaptándose a las diferentes condiciones ambientales o, como en el caso de los parásitos de plantas, ir superando las características que les son adversas en las variedades resistentes de plantas que van produciendo los fitomejoradores; es decir, que debido a la parasexualidad existente en estos hongos, constantemente se originan cepas de diversa patogenicidad y algunas de ellas pueden atacar a las variedades de plantas hospedantes que por un tiempo eran resistentes al ataque. En el ciclo parasexual se realizan la plasmogamia, la cariogamia y la haploidización, pero estos hechos no suceden en un tiempo específico o en sitios determinados (esto es, órganos sexuales diferenciados) en el ciclo de vida de un organismo.

La parasexualidad fue descubierta en Escocia en 1952, por Pontecorvo y Roper, quienes trabajaban con *Aspergillus nidulans*, el estado asexual de *Emericella nidulans* (Euascomycetes, Plectomycetidae). Desde entonces, el ciclo parasexual ha sido registrado en otros hongos imperfectos, así como en algunos basidiomicetes y otros ascomicetes, además de *Emericella*. La secuencia de sucesos en un ciclo parasexual completo se puede discutir brevemente de la siguiente manera:

1] Formación de un micelio heterocarióntico.

2] Fusión entre dos núcleos haploides, tanto de núcleos iguales como de núcleos desiguales, para formar núcleos diploides.

3] Multiplicación de los núcleos diploides junto con la multiplicación de los núcleos haploides.

4] Eventual entrecruzamiento mitótico durante la multiplicación de los núcleos diploides.

5] Separación de los núcleos diploides.

6] Eventual haploidización de los núcleos diploides.

7] Separación de nuevas cepas haploides.

Formación de un micelio heterocarióntico. Hay varias

Figuras 220-233. Hyphomycetes

220. Conidióforo de *Verticillium lateritium*, con verticilos de fiálides productoras de conidios, x 500. **221.** Conidióforos de *Alternaria alternata* con conidios producidos a través de poros, x 860. **222.** Conidióforos de *Bipolaris maydis* con conidios producidos a través de poros, x 500. **223.** Conidióforos de *Cladosporium cladosporioides* con conidios en cadenas ramificadas, x 600. **224.** Conidios de *Curvularia geniculata*, el de arriba en vista dorsal y el de abajo en vista lateral, x 1000. **225.** Conidióforos de *Helminthosporium* sp., con conidios originados a través de poros, x 300. **226.** Conidio de *Humicola grisea* producido por hinchamiento de una célula terminal del conidióforo, x 1000. **227.** Conidios de *Nigrospora sphaerica* producidos sobre células conidiógenas infladas, en forma de frasco, x 1000. **228.** Conidio de *Orbimyces spectabilis* con cinco ramas dispuestas radialmente y opuestas al punto de origen del mismo, x 1600. **229.** Cadenas de conidios de *Torula graminis*, producidos por gemación, x 500. **230-233.** Estructuras de *Chalara* (*Thielaviopsis*) *basicola*, x 400. **230.** Fiálide con una serie interna de conidios. **231.** Aleuriospora. **232.** Fiálide con un conidio en la boca, y conidios ya expulsados de la misma. **233.** Verticilos de fiálides con conidios.

Figuras 234-246. Hyphomycetes.

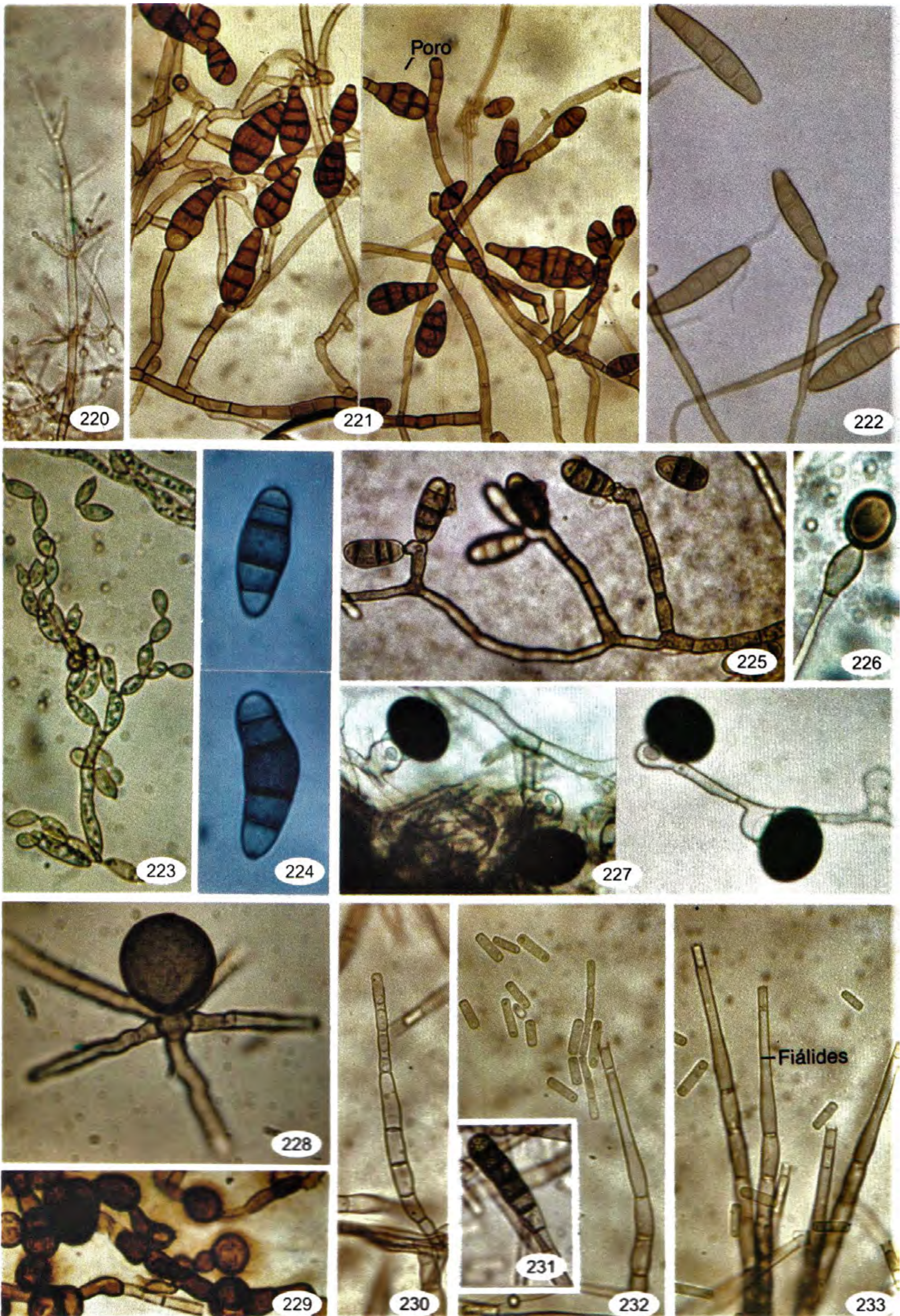
234. Sinema de *Dendrostilbella* sp., x 100. **235.** Cabeza del mismo sinema, en cuyo borde se notan los conidios producidos en fiálides, x 250. **236.** Sinemas de *Graphium ulmi*, x 100. **237.** Parte superior de uno de estos sinemas, en cuyo borde se ven los conidios producidos en fiálides, x 300. **238.** Sinema de *Stilbella flavida* (estado asexual de *Mycena citricolor*), x 70. **239.** Cabeza del mismo sinema, con los conidios en masa, x 180. **240.** Parte de un sinema de *Doratomyces stemonitis*, mostrando fiálides con conidios, x 2000. **241.** Conidios de *Epicoccum purpurascens*, x 500. **242.** Clamidosporas de *Fusarium oxysporum*, x 500. **243.** Macroconidios de *F. solani* (estado asexual de *Nectria haematococca*), x 1000. **244.** Macroconidios de *Fusarium* sp., x 1000. **245.** Fiálides originando macroconidios de *Fusarium* sp., x 1000. **246.** Conidios de *Starkeyomyces koorchalomoides* con un apéndice membranáceo en un extremo, x 1000.

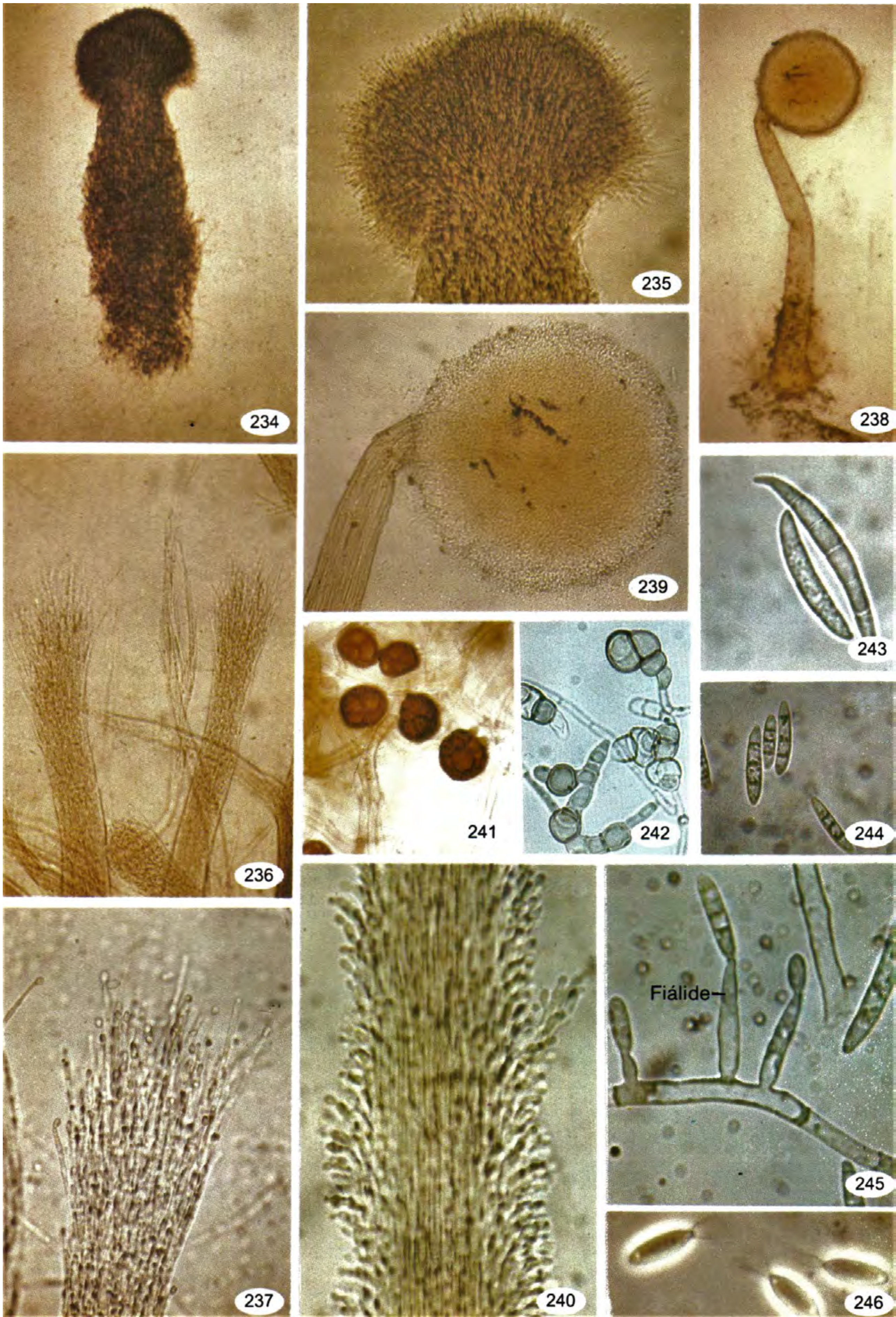
Figuras 247-256. Hyphomycetes - Coelomycetes.

247-249. Estructuras de *Tubercularia vulgaris* (estado asexual de *Nectria cinnabarina*). **247.** Estromas con esporodoquios parasitando ramas de ciruelo, x 1. **248.** Conidios producidos en un esporodoquio, x 1000. **249.** Una fiálide con un conidio, en una porción del esporodoquio, x 1000. **250.** Apresorios de *Colletotrichum gloeosporioides*, x 1000. **251.** Acérvulo con cerdas de *C. circinans*, parasitando los tejidos del tallo de frijol, x 166. **252.** Uno de estos acérvulos visto a mayor aumento; se notan los conidios falcados, x 500. **253.** Conidios de *Pestalotia pezizoides*, con tres apéndices hialinos en un extremo, opuestos al punto de origen de dichos conidios, x 1000. **254.** Picnidio de *Phoma* sp., mostrando el ostíolo, x 240. **255.** Picnidio de *Ph. pomorum*, con un largo y tortuoso cirro que contiene los conidios embebidos en mucílago, x 200. **256.** Conidios de *Phoma* sp., x 1000.

Figuras 257-261. Coelomycetes.

257. Parte superior de un picnidio de *Phomopsis* sp., con un cirro exudando del ostíolo, x 1000. **258.** Conidios filiformes (β) y conidios elipsoidales (α) procedentes de un cirro de *Phomopsis* sp., x 2000. **259.** Picnidios de *Pyrenochaeta* sp., mostrando el ostíolo y las cerdas que lo rodean, x 250. **260-261.** Estructuras de *Endothiella gyrosa* (estado asexual de *Endothia gyrosa*). **260.** Parte superior de un picnidio con un cirro exudando del ostíolo, x 1000. **261.** Conidios del mismo cirro, x 2000.

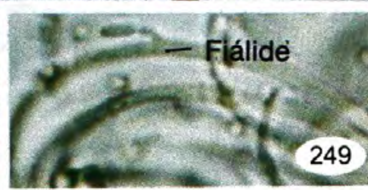

Poro
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
Fiálides
233


234
235
238
239
243
241
242
244
236
Fiálide
237
240
245
246


247


250

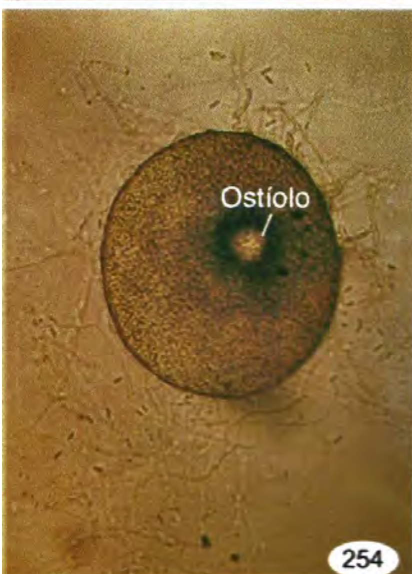

248

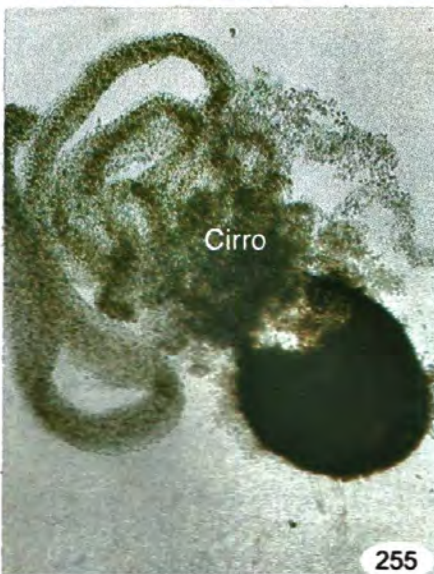

Fiálide
249

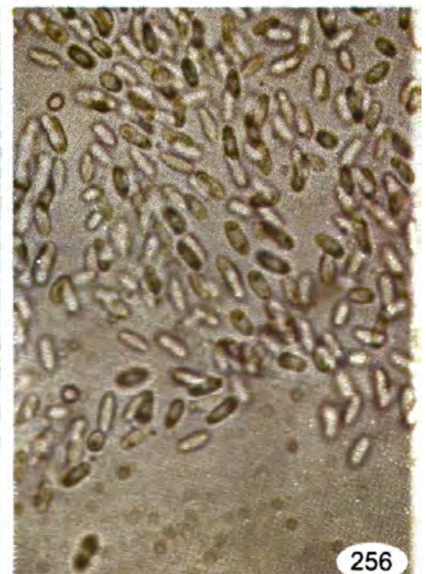

Cerdas
251

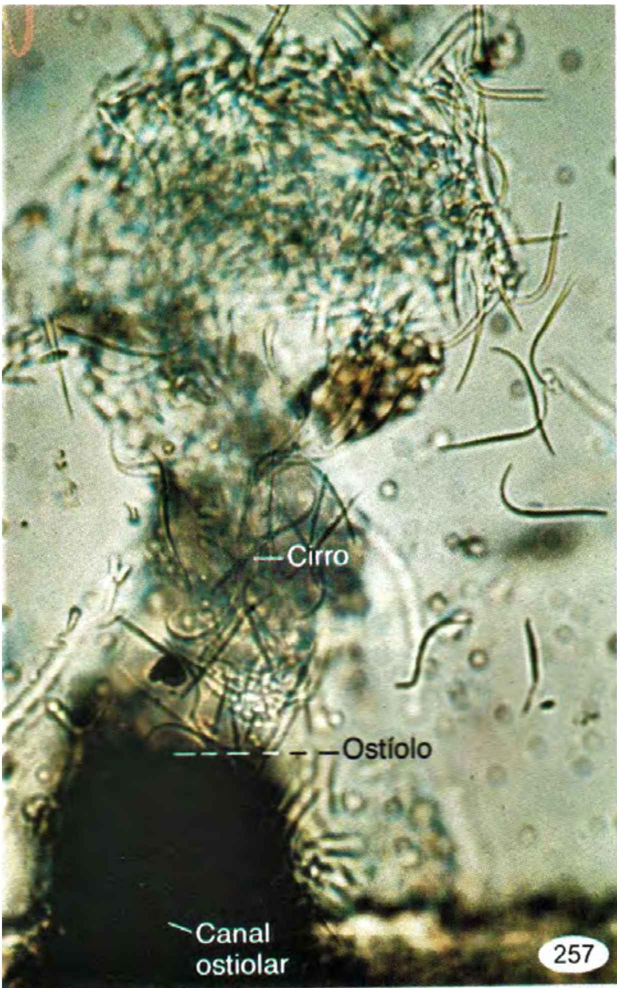

Conidios
252


253

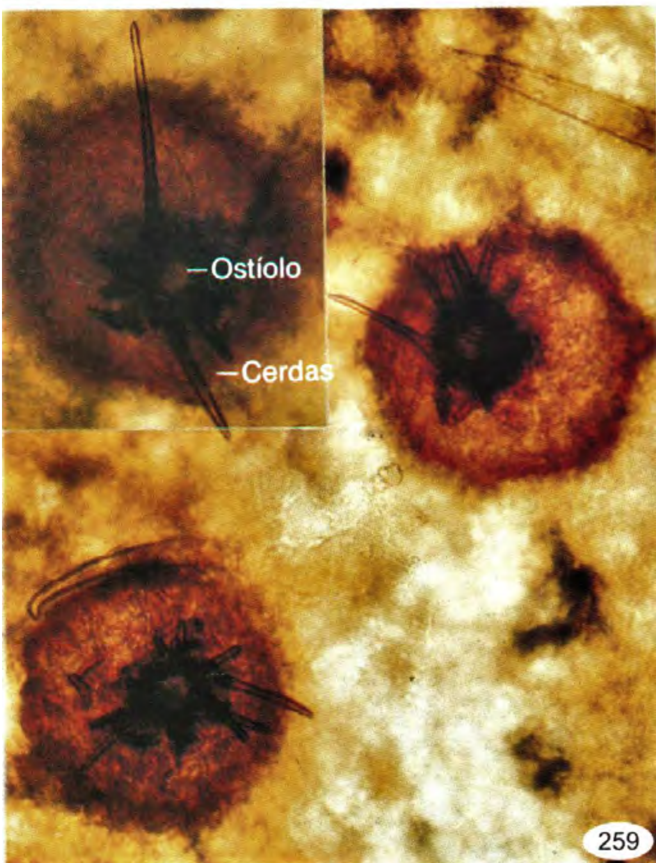

Ostíolo
254

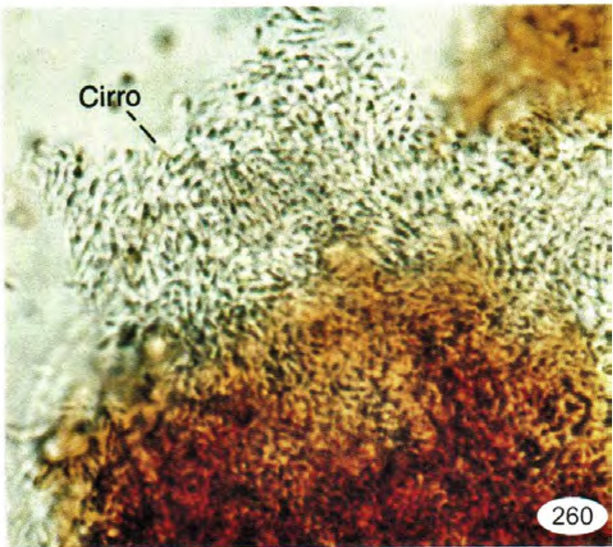

Cirro
255

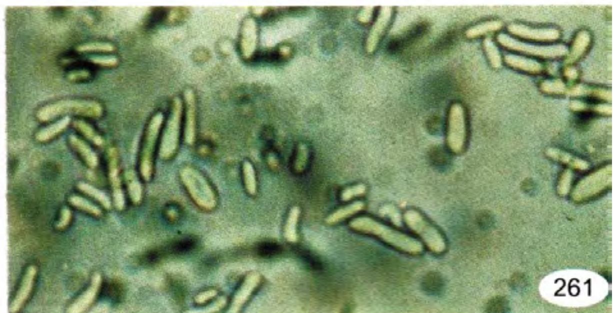

256


Cirro
Ostíolo
Canal ostiolar
257


Conidios
α
258


Ostíolo
Cerdas
259


Cirro
260


261

maneras en que se puede originar un micelio heterocariónTico, o sea, con núcleos genéticamente diferentes en el mismo protoplasto. La manera más común es por anastomosis de hifas somáticas de diferente constitución genética y la migración de núcleos de unas hifas hacia otras. El núcleo o los núcleos introducidos en un micelio se multiplican y los núcleos hijos resultantes se diseminan por las células del mismo, transformándolo en un micelio heterocariónTico. Otra forma de que se produzca este es por mutación de uno o más núcleos en un micelio homocariónTico.

Cariogamia y multiplicación de los núcleos diploides. Después de que un micelio se ha vuelto heterocariónTico, ocurren fusiones de núcleos haploides de diferente genotipo, así como fusiones de núcleos haploides del mismo genotipo, produciendo respectivamente núcleos diploides heterocigóticos y núcleos diploides homocigóticos. Por tanto, en esta etapa el micelio puede contener por lo menos cinco tipos de núcleos: dos tipos de haploides, dos tipos de diploides homocigóticos y un tipo de diploides heterocigóticos. Supuestamente todos estos núcleos se multiplican a la misma velocidad, pero los núcleos diploides se encuentran en números mucho más bajos que los haploides; Pontecorvo estimó una proporción de un núcleo diploide heterocigótico por 1 000 haploides. Por esto las recombinaciones genéticas son menos frecuentes en el ciclo parasexual si se comparan con las que se suceden en un ciclo sexual.

Entrecruzamiento mitótico. Durante la multiplicación de los núcleos diploides se lleva a cabo un entrecruzamiento mitótico. Esto resulta en nuevas combinaciones y nuevas uniones de genes y es probablemente la fase más importante del ciclo parasexual. Estas recombinaciones, que dependen de la existencia de la heterocariosis, le proporcionan al hongo algunas de las ventajas de la sexualidad dentro de la parasexualidad. Pontecorvo calculó que la cantidad de recombinación que se puede esperar que suceda en un ascomicete por conducto del ciclo parasexual es 500 veces menor que a través del mecanismo sexual. En especies que no se reproducen sexualmente, como *Penicillium chrysogenum* y *Aspergillus niger*, la diploidización y el entrecruzamiento mitótico ocurren con mucha mayor frecuencia, lo que indica que la parasexualidad es tan importante para este tipo de hongos como la sexualidad para otros hongos, desde el punto de vista de la evolución de las especies.

Separación de cepas diploides. En los hongos que producen conidios uninucleados ocurre una separación de núcleos diploides que se incorporan en dichos conidios; estos conidios, al germinar, producen micelios diploides.

Haploidización. En el micelio heterocariónTico, algunos de los núcleos diploides sufren haploidización, y los núcleos haploides producidos son eventualmente separados e incorporados en conidios haploides. Al germinar, estos conidios originan micelios haploides que son genotípicamente diferentes de cualquiera de los núcleos padres debido a la recombinación mitótica que produce nuevas uniones genéticas.

Después de que el ciclo parasexual ha operado por algún tiempo, un micelio que se ha vuelto heterocariónTico puede contener núcleos haploides iguales a los que se encuentran en las hifas que originaron el micelio heterocariónTico (es decir, las hifas progenitoras o precursoras), núcleos haploides con varias recombinaciones genéticas nuevas y núcleos diploides heterocigóticos de varios tipos. Todos estos diferentes tipos de núcleos pueden originar diferentes tipos de conidios, que al germinar producirán cepas de la misma especie pero con características diferentes. Un hecho que indica lo común de la parasexualidad entre los hongos es la existencia de varias cepas de casi cualquier especie, cepas que pueden ser aisladas al azar fácilmente a partir de sustratos naturales. Por ejemplo, hay cepas de *Aspergillus flavus* con diferente capacidad para producir aflatoxinas, o cepas de *Penicillium chrysogenum* con diferente capacidad para producir penicilina, y así sucesivamente; cepas de diferente capacidad patógena, de producción de enzimas, de ácidos orgánicos, de alcohol y de muchas otras sustancias. Es obvia la trascendencia que esto tiene en el campo de la micología aplicada.

Capítulo 8

División Eumycota, III

Subdivisión Ascomycotina. Ascomicetes

CARACTERES GENERALES

El carácter esencial de estos hongos, y al que deben su nombre, es la formación de esporangios especiales característicos de su estado de reproducción sexual, llamados **ascas** o **ascos**, en cuyo interior se generan esporas denominadas **ascosporas**.

Existe la posibilidad de que hayan derivado de hongos flagelados o aflagelados de la subdivisión Phycomycotina, o bien pudieron haber tenido un origen independiente.

El talo puede ser unicelular, pero generalmente está constituido por un micelio bien desarrollado, con hifas ramificadas y septadas, cuyas células poseen de uno a varios núcleos.

En su mayoría son hongos eucárpicos, aunque los hay holocárpicos. Tienen reproducción asexual y sexual, que se efectúan por métodos muy diversos, pero sin llegar a formar elementos móviles. Al estado de reproducción asexual o conidial se le denomina estado imperfecto, y al sexual o ascógeno, estado perfecto. En muchos ascomicetes no se ha observado o es difícil de lograr el desarrollo de alguno de estos dos estados de reproducción. Cuando el estado asexual es más frecuente y el estado sexual no fue conocido hasta la época contemporánea o la reciente, a las especies que están en esta situación se las clasifica, a menudo, en la subdivisión Deuteromycotina, lo que ha provocado cierta confusión en la taxonomía de dichas especies, pues estas deben ser denominadas con más propiedad, de acuerdo con el grupo que les corresponde, en la subdivisión Ascomycotina; aunque, si se trabaja con el estado asexual, también se acostumbra darles su antigua denominación correspondiente a este último estado, de manera que se pueden aplicar dos nombres científicos a dichas especies: uno para el estado asexual y otro para el sexual, según se explicó en el capítulo anterior.

La reproducción sexual termina con la formación de ascas y ascosporas. En ocasiones las ascas pueden quedar aisladas unas de otras, pero en la mayoría de los casos se agrupan en cuerpos fructíferos especiales, microscópicos o macroscópicos, llamados ascocarpos, delimitados o cubiertos por una capa o pared de hifas estériles denominada **peridio**.

Los **ascomicetes** son cosmopolitas y constituyen el grupo mayor de hongos, por lo que respecta a número de géneros y especies; viven en los medios más diversos, como saprobios, parásitos y simbiontes, y son de enorme importancia científica y práctica.

Los caracteres básicos sobresalientes de los ascomicetes son la formación de ascas y ascosporas; el micelio, cuando existe, es tabicado; en el caso de que se formen cuerpos fructíferos, estos se presentan rodeados de capas o de paredes plectenquimatosas estériles; con frecuencia pasan por una fase dicariótica, pero esta es de vida corta y de extensión limitada, y se desarrolla entre las fases haploide y diploide; no existen células flageladas.

Entre los ascomicetes más conocidos están los comúnmente llamados levaduras, los mohos negros y los verdes y azules, los hongos en copa, las "mazorquitas" o "pancitas" y el cornezuelo de centeno, entre otros.

MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURA

Aunque el talo de algunos ascomicetes está reducido a una sola célula, como sucede en las levaduras y otras formas relacionadas, la gran mayoría tiene un micelio bien desarrollado, micro o macroscópico, con aspectos y coloraciones muy diversos. El micelio está formado de hifas septadas, delgadas o gruesas, simples o más comúnmente muy ramificadas, cortas o largas, las que por lo general se extienden en todos sentidos constituyendo micelios amorfos semejantes a los que se observan en muchos de los ficomicetes, o bien el micelio adquiere una forma regular y definida. Los septos en las hifas son discoidales y se forman a expensas de la pared lateral que se va cerrando hacia el centro de manera similar a un diafragma iris. El cierre del tabique no es completo, pues en el centro queda un pequeño poro de estructura sencilla, a tra-

vés del cual generalmente se comunican los protoplasmas de las células contiguas, por lo que el protoplasma es continuo en las hifas. Los tabiques en ocasiones son muy finos, por lo que a veces es difícil observarlos, no solamente *in vivo*, sino aun con buenas coloraciones. En ciertos casos, el poro antes mencionado está obstruido por un tapón formado de corpúsculos, sólo evidentes en el microscopio electrónico, los que a su vez parecen originarse en los llamados cuerpos de Woronin. Estos son cuerpos esféricos cristalinos, de naturaleza química desconocida y que se sitúan cerca de los septos.

En muchos ascomicetes las hifas están estrechamente unidas formando prosénquimas o bien seudoparénquimas, estructuras que por lo común se observan en los cuerpos fructíferos, pero también en los estromas y esclerocios. Los cuerpos fructíferos, de origen asexual o sexual, son micro o macroscópicos, y con aspectos, formas, estructuras y coloraciones muy diversos.

Todas las células poseen pared, membrana, protoplasma y de uno a varios núcleos. La pared celular es delgada o gruesa, bien visible en observaciones microscópicas comunes, y está constituida fundamentalmente por quitina, aun cuando se han encontrado, en ciertos casos, otras sustancias en cantidades pequeñas y muy variables, como celulosa (sólo excepcionalmente), callosa, compuestos pécticos, proteínas, lípidos y sales minerales. El protoplasma, por lo común hialino y transparente, con frecuencia contiene vacuolas y reservas de grasas, glucógeno y volutina. En la gran mayoría de estos hongos, las células tienen un solo núcleo, pero las hay de binucleadas a multinucleadas. Los núcleos son por lo regular muy pequeños, difíciles de observar *in vivo* con el microscopio óptico, excepto cuando se emplean tinciones adecuadas (aplicando colorantes nucleares) y técnicas especiales de microscopía óptica, así como de microscopía electrónica, que tienen que ser muy precisas para mostrarlos.

REPRODUCCIÓN ASEXUAL

Como todos los hongos, los ascomicetes son capaces de una multiplicación vegetativa por fragmentación de sus micelios y de sus hifas. En esta forma se propagan ampliamente en la naturaleza y el hombre aprovecha esta propiedad para cultivarlos en el laboratorio. En muchos casos la propagación también se logra por medio de esclerocios y bulbilos. La verdadera reproducción asexual en los ascomicetes se efectúa por los cuatro tipos ya estudiados en un capítulo anterior: fragmentación, bipartición o fisión, gemación y esporulación.

La **fragmentación** es el procedimiento más común de multiplicación vegetativa en los ascomicetes. Puede ser natural o artificial; en el primer caso se efectúa mediante agentes físicos (viento, corrientes de agua, lluvia) y biológicos (movimientos de gusanos, artrópodos, vertebrados y otros animales); en el segundo caso, se realiza por la intervención del hombre.

La **bipartición** y la **gemación** se encuentran en varios ascomicetes, y son los métodos de reproducción asexual observados normalmente en las levaduras. Las esporas que se forman por gemación son las blastosporas.

La **esporulación** se efectúa esencialmente por formación de esporas llamadas conidios, que permiten la propagación y diseminación de las especies; estas esporas son de muchos tipos, ya explicados en el capítulo correspondiente a los deuteromicetes; además en algunos casos se pueden formar otros tipos de esporas, como son las **clamidosporas**.

Los conidios o conidiosporas se forman aislados, directamente en las hifas somáticas o en hifas especializadas, que son los conidióforos; estos se establecen comúnmente en grupos constituyendo cadenitas cortas o largas que se producen en los mencionados conidióforos. Estos se forman a partir de hifas somáticas y tienen aspectos muy diversos: cortos o largos, delgados o gruesos, sencillos o ramificados.

Los conidióforos pueden estar aislados en el micelio o agruparse en pequeñas estructuras o cuerpos fructíferos, entre los cuales los más comunes son los llamados picnidios y acérvulos. Los **picnidios** son cavidades globosas o en forma de botella, provistas de un orificio en uno de sus extremos, y rodeadas de un seudoparénquima, del que se forman numerosos conidióforos hacia la parte interna (figs. 21-22, 254-255). Los conidios que se producen en los picnidios se llaman también **picniosporas** o **picnidiosporas**. Los **acérvulos** son grupos de conidióforos cortos y muy unidos, que en conjunto dan el aspecto de una empalizada, formados generalmente por hongos parásitos debajo de la epidermis o cutícula de la planta hospedante; al madurar, los acérvulos ocasionan la ruptura de la epidermis o de la cutícula que los cubre. Los conidióforos también pueden agruparse en estructuras menos complejas que las aquí mencionadas; estas son los **esporodoquios** y los **sinemas** ya tratados.

Los conidios reciben este nombre porque a menudo se forman en enormes cantidades sobre los micelios; la menor agitación del aire, o un ligero soplo, los levanta dando el aspecto de polvo.

Los conidios de los ascomicetes no son estructuras homólogas sino análogas a los conidios de los ficomicetes, pues en los primeros no derivan de esporangios como sucede en los segundos, sino de una célula de una hifa vegetativa o de un conidióforo.

Las clamidosporas, muy comunes en todos los grupos de hongos, son esporas grandes, arredondadas, de protoplasma denso , cargado de reservas y cuyo carácter esencial, del cual deriva su nombre, es que tienen una pared muy gruesa, formada de doble capa. Generalmente se forman en la región terminal de las hifas, pero también pueden ser intercalares; casi siempre quedan aisladas, aunque pueden formar cadenas.

REPRODUCCIÓN SEXUAL

La reproducción sexual implica la realización de la fecundación y de la meiosis, que son los dos pasos fundamentales de este tipo de reproducción, la cual consiste en la unión de dos núcleos compatibles con características sexuales opuestas y complementarias; uno de estos núcleos es considerado positivo o masculino y el otro negativo o femenino. La manera como los núcleos compatibles llegan a ponerse en contacto es característica de cada grupo o de cada especie de hongos; en general, se efectúa por alguno de los procesos de somatogamia, gametangia o espermatización. La fecundación puede ser muy diversa en los distintos grupos de ascomicetes; se pueden encontrar, entre los principales, los siguientes casos:

1] Plasmogamia seguida inmediatamente por la cariogamia.

2] Plasmogamia y apareamiento de los núcleos sexuales. La cariogamia no se efectúa inmediatamente sino que tiende a quedar retrasada; se obtiene así el **dicarion** o **dicario**, que continúa su multiplicación en esta forma en las células llamadas **dicariocitos**; entonces se dice que el hongo se encuentra en una **dicariofase**. Posteriormente, en el momento de la formación del asca, se efectúa la cariogamia de los dos núcleos que estaban formando el dicarion, originándose el núcleo diploide, el cual pronto se divide por meiosis, dando origen a núcleos haploides, generalmente ocho, o a veces menos por disolución de algunos núcleos (de uno a siete); con frecuencia quedan sólo cuatro núcleos debido a que el núcleo diploide se divide únicamente dos veces durante la meiosis, faltando la tercera división que es mitótica y que, por lo común, precede a la formación del asca madura. Por el contrario, puede suceder que se formen múltiplos de ocho núcleos (hasta varios cientos) en el asca joven, como consecuencia de varias divisiones mitóticas después de la meiosis.

3] Ausencia de plasmogamia; sólo hay emigración de los núcleos masculinos hacia los femeninos, siguiendo después el proceso como en el caso anterior. Generalmente la meiosis se efectúa en seguida de la cariogamia, aunque existen casos en que puede pasar algún tiempo después de haberse efectuado esta última.

La compatibilidad depende de que los hongos sean homotálicos o heterotálicos. Los primeros son autocompatibles, es decir, un talo por sí mismo es capaz de formar fructificaciones sexuales. Los segundos son heterocompatibles, es decir, se necesita la unión de dos talos compatibles, respecto a su constitución genética, para que se puedan desarrollar las ascas y las ascosporas ya sea aisladas o dispuestas en fructificaciones de diversa complejidad y organización, según los grupos taxonómicos de hongos.

Las especies heterotálicas de ascomicetes son bipolares; esto indica que su compatibilidad depende de un par de genes que pueden ser denominados A_1 A_2, los cuales durante la meiosis quedan segregados, de manera que las ascosporas de cada asca (que son meiosporas por resultar de un fenómeno meiótico), en un 50% son del tipo genético A_1 y el otro 50% es del tipo genético A_2. Una vez que las ascosporas germinan y dan origen a un nuevo micelio, los genes A_1 y A_2 vuelven a unirse durante la fecundación, ya sea que esta se efectúe por **somatogamia**, **gametangia** o **espermatización**. En muchos hongos, las ascosporas de distinta constitución genética tienen una disposición definida dentro del asca, dependiendo esto, además de su arreglo al azar, de que la división reduccional, o sea el paso de la diplofase a la haplofase, se efectúe en la primera o en la segunda división de la meiosis. Por este motivo, los ascomicetes con frecuencia han sido seleccionados como material muy útil en los estudios de genética; por ejemplo, las especies de *Neurospora*, sobre las cuales hay una amplísima bibliografía que cubre múltiples aspectos de la genética, tanto en sus enfoques básicos como en los aplicados.

De acuerdo con el aspecto de los órganos sexuales y de las gametas, la fecundación se efectúa esencialmente por gametangia y por espermatización. La gametangia puede ser isogámica, anisogámica y oogámica. En la **gametangia isogámica** los gametangios son semejantes en su forma, tamaño y estructura, no diferenciándose los masculinos de los femeninos; este caso se observa en muchas levaduras y en otros hongos del grupo de los Hemiascomycetes. En la **gametangia anisogámica** los gametangios son semejantes en su forma y estructura, pero se diferencian en su tamaño: el femenino es mayor que el masculino; además, en el momento de la fecundación, el femenino absorbe el contenido del masculino, como sucede en algunas levaduras. En la **gametangia oogámica**, los dos gametangios son bastante diferentes y claramente se distinguen uno del otro. El masculino o **anteridio** es más pequeño, alargado o cilíndrico. El femenino, llamado **ascogonio**, es más o menos globoso y, por lo común, en su extremidad tiene una prolongación a la que se le denomina **hifa tricógina**, **tricógino** o **ginotrico**. Los anteridios y ascogonios se originan generalmente en pares, quedando cerca unos de otros; la hifa tricógina se pone en contacto con el anteridio y todo el contenido de este pasa al ascogonio a través de un poro que se abre entre sus paredes, o a través de la hifa tricógina; este es el caso de la **copulación gametangial**. También sucede, muchas veces, que solamente pasan los núcleos del anteridio al ascogonio, ya sea directamente o por la hifa tricógina. En este caso no hay plasmogamia, y a la fecundación se le da la denominación de **contacto gametangial**. Tanto la copulación como el contacto de los gametangios son, a su vez, modalidades de la gametangia.

En algunos ascomicetes, aunque se forman anteridios, estos no funcionan, y en otros no se forman anteridios. En ambos casos, el ascogonio puede recibir los núcleos de la hifa tricógina, los que forman pares con los del ascogonio, o bien, si esto no sucede, los mismo núcleo del ascogonio se agrupan en pares y el desarrollo en estos casos es partenogenético.

Existen muchos ascomicetes que en lugar de ante-

ridios producen espermacios, gametas masculinas que van a fecundar a los ascogonios. Este proceso recibe el nombre de **espermatización**. Los espermacios son muy pequeños, uninucleados, esféricos, ovoides o baciliformes y se originan en hifas especiales llamadas **espermacióforos**. Estos pueden estar aislados o formando grupos y, a veces, se originan en cavidades o estructuras denominadas **espermogonios** o **espermatogonios**, muy parecidos a los picnidios. Los espermacios, llamados también **microconidios**, son llevados a los órganos femeninos por diversos agentes (principalmente viento, agua e insectos) donde se fijan a las hifas tricóginas y les vierten sus núcleos, que emigran hasta el ascogonio y forman pares con los núcleos de este. En ciertos casos se forman conidios especiales, llamados **macroconidios**, que desempeñan la función de espermacios, y de la misma manera que estos, fecundan a los ascogonios.

ASCAS, ASCOSPORAS Y ASCOCARPOS

La formación de las ascas y de las ascosporas se efectúa de dos maneras: directa e indirectamente. En el primer caso se observa que, después de la unión de los gametangios, se realiza inmediatamente la cariogamia para formar un cigoto con un núcleo diploide. Después este núcleo se divide por meiosis y se obtienen dos núcleos haploides que pueden seguir dividiéndose dos o más veces sucesivas. Generalmente se obtienen ocho núcleos aunque, como ya se indicó, pueden ser en menor o en mayor número. El mismo cigoto recibe entonces el nombre de **asca**, y dentro de esta cada núcleo se rodea de protoplasma, membrana y pared celular, integrándose así las ascosporas, proceso que recibe el nombre de formación de células libres (en este caso las células son las ascosporas). Las ascas formadas de esta manera quedan aisladas unas de otras, a veces en pequeños grupos, pero no llegan a formar un cuerpo fructífero, ni a estar protegidas por una envoltura de hifas estériles.

En la mayoría de los ascomicetes, las ascas y ascosporas se forman indirectamente por procesos bastante complejos, de los que se indicará aquí lo más importante. Una vez que los núcleos de los anteridios o de los espermacios entran al ascogonio, se aproximan a lo núcleos de este, pero no se fusionan, sino solamente forman pares de núcleos (dicáriones), que se disponen generalmente en la periferia del ascogonio. A partir de la superficie del ascogonio se desarrollan varias prolongaciones llamadas hifas ascógenas, a las que penetran los dicariones. Las hifas ascógenas se alargan y ramifican, mientras que en su interior de los dicáriones se dividen varias veces. Generalmente las hifas ascógenas forman tabiques y constituyen células en las que quedan uno o más dicáriones. En la extremidad de las hifas ascógenas, las células quedan siempre con un solo dicarion, o sea con un par de núcleos, uno de ellos descendiente de un núcleo original masculino y el otro de un núcleo original femenino. En este momento, en la última célula de cada hifa ascógena se efectúan varios fenómenos, que en forma breve y sencilla son los siguientes: la célula se alarga y se encorva sobre sí misma formando un gancho, arco de bastón o uncínulo; los dos núcleos se dividen simultáneamente for:nándose cuatro núcleos, de los cuales dos quedan en par o dicarion (uno masculino y otro femenino) situados en la parte encorvada del gancho, y los otros dos quedan separados, uno en la parte basal del gancho y otro en la región terminal. Se forman entonces dos tabiques, uno en la base y otro cerca de la extremidad del gancho, separando así tres células: una basal y otra terminal, cada una de ellas con un núcleo, el masculino o el femenino, y la célula media, que está en la región encorvada, que posee un dicarion. Esta célula es la que va a formar el asca, por lo que se le llama célula madre del asca. Esta célula se alarga, toma una forma más o menos cilíndrica o de clava, mienfras que en su interior los dos núcleos se fusionan, efectuándose hasta este momento la cariogamia; se constituye así un cigoto con un núcleo diploide. Pronto el núcleo se divide tres veces sucesivas, las dos primeras correspondientes a la meiosis y la tercera es mitótica; así se forman ocho núcleos que por el proceso de formación de células libres dan lugar a ocho ascosporas por asca.

En algunos ascomicetes se forman sólo cuatro núcleos, y por lo mismo cuatro ascosporas, pero en otros las divisiones de los núcleos continúan varias veces por lo que se obtienen numerosas ascosporas. El protoplasma residual del asca, que no toma parte en la formación de las ascosporas, se llama **epiplasma**, y se utiliza probablemente en la nutrición de estas, o se adhiere a la superficie de las ascosporas jóvenes y queda formando parte de la ornamentación de las mismas. Las células del gancho que quedaron con un solo núcleo generalmente se fusionan por desaparición de sus paredes laterales que están en contacto, formándose una célula con un dicarion, la cual crece lateralmente, se alarga y forma un nuevo gancho semejante al anterior, en donde vuelven a efectuarse los fenómenos citados. En esta forma se originan numerosas ascas.

Al mismo tiempo que se obtienen las estructuras anteriores, o un poco después, se forman numerosas hifas estériles a partir de hifas vegetativas que están abajo o alrededor del ascogonio y del anteridio. Unas de ellas, que son delgadas y sencillas en su parte terminal, se disponen en forma bastante regular, entre unas ascas y otras, constituyendo las llamadas **paráfisis**. Las paráfisis, junto con las ascas, forman generalmente una capa muy regular llamada **himenio** o **tecio**. Otras de esas hifas se unen formando un prosénquima o un seudoparénquima, que constituyen una capa protectora llamada **peridio** que en forma parcial o total envuelve al himenio y las hifas ascógenas.

Todas estas estructuras citadas constituyen un cuerpo fructífero llamado ascocarpo, que consta de las siguientes partes según su estado de desarrollo: ascogonio, hifas ascógenas, ascas, ascosporas, paráfi-

sis y peridio.

El ascogonio y las hifas ascógenas sólo se encuentran en los ascocarpos jóvenes. Al madurar estos se definen las cuatro últimas estructuras citadas, según el tipo de ascocarpo; puede haber otros tipos de hifas estériles, además de las paráfisis, por ejemplo las **seudoparáfisis** y las **perífisis**.

Las paráfisis son filamentos claviformes o cilíndricos, por lo común no tabicados, sencillos u ocasionalmente ramificados, que se desarrollan entre las ascas del himenio y que se originan de la base del ascocarpo quedando libres en el extremo apical, aunque en ciertos casos, como en varios hongos que forman apotecios, las paráfisis se fusionan en el extremo superior y constituyen una capa compacta sobre el himenio denominada **epitecio**.

Las seudoparáfisis, al contrario de las paráfisis, se desarrollan desde el techo de ciertos ascocarpos y crecen hacia abajo, entre las ascas, hasta unirse a la base de las mismas, quedando en el interior de la fructificación a manera de columnas o cortinas.

Las perífisis son filamentos cortos o pelos que se forman en el cuello (canal ostiolar) o en la boca u ostíolo de algunos ascocarpos.

Los ascocarpos, según su estructura, pueden ser de cuatro tipos y reciben los siguientes nombres: cleistotecio, peritecio, ascostroma y apotecio.

El **cleistotecio** tiene una forma más o menos globosa y está completamente cubierto por el peridio, de manera que la cavidad que contiene las ascas y paráfisis está bien cerrada. Las ascas están distribuidas irregularmente dentro del cleistotecio, no forman un verdadero himenio y quedan libres solamente cuando viene la desintegración de la capa protectora o peridio.

El **peritecio** adquiere en la madurez una forma más o menos de botella y, generalmente, está provisto de un pequeño poro u **ostíolo** , por donde se liberan las ascosporas. Las ascas y las paráfisis se colocan con regularidad formando un himenio.

El **ascostroma** es un ascocarpo que presenta las ascas en lóculos situados en un estroma. El **seudoperitecio** o **seudotecio** es un ascostroma unilocular.

El **apotecio** presenta un aspecto de copa o disco; las ascas y paráfisis forman un himenio muy regular, cuya parte superior está descubierta, al contacto directo del medio externo, y el peridio sólo cubre las partes laterales de ese himenio. Las ascosporas se escapan directamente al abrirse las ascas.

Las ascas comúnmente son claviformes, cilíndricas o alargadas, aunque pueden tener otras formas, por ejemplo globosas, ovoides y rectangulares. Casi siempre poseen una sola cavidad en donde se forman las ascosporas, aunque hay especies que producen ascas septadas. Las ascas pueden ser pediceladas o sésiles.

Las ascosporas varían mucho en su forma, tamaño, color y otros caracteres. Por su forma pueden ser esféricas, ovoides, hemisféricas y desde alargadas a cilíndricas hasta filiformes; por su tamaño las hay muy pequeñas, de unos cuantos µm, hasta muy grandes, de más de 500 µm. Muchas de ellas son incoloras, pero pueden ser de coloraciones muy diversas, desde claras hasta completamente oscuras. Su pared es frecuentemente lisa, pero en muchos casos tiene ornamentaciones de aspectos muy variados. Generalmente constan de una célula, aunque las hay de dos y más células, con septos transversales únicamente o con septos transversales y longitudinales. En su mayoría tienen un solo núcleo, pero existen algunas binucleadas o plurinucleadas.

Las ascosporas se escapan de las ascas en formas muy diversas, ya sea por rompimiento o desintegración de la pared del asca, o por estructuras especiales que se establecen en la extremidad de esta: un poro, un opérculo o una hendidura. En mucho ascomicetes las ascosporas son liberadas en forma explosiva y en grandes cantidades que semejan un polvo que en ciertas especies produce sonidos semejantes a silbidos muy leves.

Las paráfisis, según algunos autores, intervienen principalmente en la nutrición de las ascas durante su crecimiento. Cuando son jóvenes, poseen abundantes materiales de reserva, y al desarrollarse la fructificación se hacen vacuoladas y en algunos casos llegan a desaparecer. Asimismo, parece ser que influyen en la diseminación de las ascosporas.

Los caracteres tan diversos que presentan los ascocarpos, las ascas y las ascosporas son de enorme importancia en la taxonomía del grupo.

DISTRIBUCIÓN, MEDIOS EN QUE VIVEN E IMPORTANCIA

Los ascomicetes pueden ser saprobios, parásitos y simbiontes. Los saprobios en muchos casos son cosmopolitas, y en general se encuentran ampliamente distribuidos en toda la Tierra, siempre que existan las condiciones propicias para su desarrollo: humedad, sustancias nutritivas y temperatura apropiadas. Se encuentran en suelos donde abunda el humus, así como en troncos, ramas, raíces y hojas en descomposición. Durante la época de lluvias, en los suelos de los bosques, es común observar los cuerpos fructíferos epigeos en forma de copa, urna o disco de los Pezizales, así como los de los géneros *Morchella* y *Helvella*. Las trufas, cuerpos fructíferos hipogeos del género *Tuber*, no se observan en la superficie del suelo porque son subterráneas; se encuentran especialmente en bosques de encinos (*Quercus*). Otros ascomicetes, con aspecto de mohos, además de vivir en el suelo y restos vegetales, se desarrollan en los alimentos del hombre y de los animales. Asimismo se desarrollan en maderas, pieles , telas, papeles, libros y paredes de las construcciones hechas por el hombre, y hasta en soluciones farmacéuticas que son tóxicas para muchas bacterias y otros microorganismos.

Los ascomicetes parásitos se encuentran en muy variados organismos. Parasitan a muy diversas plantas, entre ellas a las cultivadas de importancia econó-

mica para el hombre, y también a varios animales silvestres y domésticos, y al hombre.

Muchos ascomicetes son simbióticos (mutualistas), y entre ellos se encuentran la mayor parte de los hongos que se asocian con las algas formando los líquenes. Otros tienen micelios que constituyen micorrizas con plantas superiores, como las especies del género *Tuber*, así como muchas de las especies de los géneros *Morchella* y *Hellvella*.

Los ascomicetes tienen una enorme importancia no solamente desde el punto de vista científico, sino especialmente económico. Al contaminar los diversos alimentos del hombre y los animales causan desintegración y descomposición de los mismos, inutilizándolos para la alimentación. Es aún un problema muy grave para el hombre cómo conservar los alimentos libres de la contaminación de estos hongos, para evitar las grandes pérdidas que estos ocasionan.

Al desarrollarse en las maderas, pieles, telas y papel, entre otros sustratos que estos organismos pueden utilizar como alimento, los destruyen e inutilizan, ocasionando enormes pérdidas, por ejemplo, en aserraderos, madererías, fábricas de muebles, tenerías, fábricas de zapatos y diversos objetos de piel, industrias textiles, almacenes de telas, fábricas de papel, papelerías, bibliotecas y fábricas de tabaco y de cigarros, pérdidas que afectan seriamente la economía de los países.

Muchos de los ascomicetes parásitos son de los peores enemigos que tienen las plantas de cultivo; las numerosas enfermedades que en ellas producen causan pérdidas muy considerables. Enfermedades de numerosas plantas, llamadas vulgarmente lepras, roñas, podredumbres, chancros o cancros, cánceres, gangrenas, necrosis, cornezuelos, viruelas, tizones o añublos, son ocasionadas por diversos ascomicetes. Uno de los ejemplos más importantes de los graves perjuicios que a veces ocasionan los hongos es el provocado por *Endothia parasitica*, que ocasiona el tizón o añublo del castaño americano (*Castanea dentata*). Esta enfermedad se encontró por primera vez en 1904 en castaños de la ciudad de Nueva York; después se extendió por lugares y estados circunvecinos, y en pocos años todos los castaños de los Estados Unidos de Norteamérica estaban parasitados y los bosques de los mismos fueron prácticamente aniquilados.

Ciertos ascomicetes producen enfermedades en los animales, causando pérdidas económicas cuando se trata de animales domésticos, y los hay que parasitan al hombre, originando enfermedades desde leves hasta graves y mortales, como la dermatomicosis, la blastomicosis norteamericana, la histoplasmosis y la aspergilosis, entre otras. Muchos de los hongos que producen estas enfermedades, según se indicó en el capítulo correspondiente a los deuteromicetes, casi siempre se presentan en su estado imperfecto o asexual, pues el estado perfecto, sexual o ascógeno sólo se desarrolla en condiciones especiales, como sucede en los casos de las dermatomicosis llamadas tiñas y en los de la aspergilosis, en los que muchas veces aún no seconocen las estructuras sexuales de algunas de las especies de hongos que las ocasionan.

En las levaduras y en muchos hongos patógenos del hombre se presenta el fenómeno llamado **dimorfismo**, el cual consiste en que los hongos adoptan dos formas diferentes según las condiciones ambientales: son unicelulares, o bien pasan a las fases seudomicelial y micelial. Con frecuencia, los hongos patógenos de los animales y del hombre son levaduriformes cuando se desarrollan como parásitos y adquieren formas miceliales cuando son saprobios.

Por otro lado existen ascomicetes que son de gran utilidad en diversas actividades del hombre. Es bien conocida la actividad fermentativa de muchas levaduras, por lo que se emplean con éxito en las industrias de bebidas alcohólicas, en la producción de alcohol etílico y en la elaboración del pan; otras se utilizan como complementos alimenticios y en la producción de grasas y vitaminas; ciertos mohos, como algunos penicilios y aspergilos, se utilizan en la fermentación y maduración de quesos, en la obtención de algunas bebidas populares en el Lejano Oriente, y en la producción comercial de enzimas y de varios ácidos, por ejemplo, cítrico, oxálico y glucónico. Numerosos antibióticos se extraen de estos hongos; entre ellos, el más importante es la penicilina, que producen ciertas especies de *Penicillium*. Por último, los cuerpos fructíferos o ascocarpos de especies de los géneros *Morchella*, *Helvella* y *Tuber* son utilizados en la alimentación por su exquisito sabor.

CLASIFICACIÓN

La subdivisión Ascomycotina se divide en cuatro clases, una de ellas a su vez dividida en tres subclases, según los siguientes criterios:

• Clase Hemiascomycetes. Las ascas permanecen desnudas; no se originan dentro de ascocarpos a partir de hifas ascógenas.

• Clase Euascomycetes. Las ascas son **unitunicadas** y se producen en ascocarpos, en la mayoría de los casos a partir de hifas ascógenas.

Subclase Plectomycetidae. Las ascas, que son típicamente evanescentes, se originan en varios niveles (sin himenio) dentro de un ascocarpo, que por lo general es completamente cerrado (cleistotecio).

Subclase Pyrenomycetidae. Las ascas, que típicamente son persistentes, se originan en un himenio dentro de un ascocarpo generalmente ostiolado (peritecio).

Subclase Discomycetidae. Las ascas, típicamente persistentes, se originan en un himenio dentro o sobre un ascocarpo generalmente abierto (apotecio).

• Clase Laboulbeniomycetes. Las ascas se originan en un ascocarpo peritecioide; estos hongos carecen de micelio verdadero y constituyen un grupo de parásitos especializados de artrópodos o de algas rojas marinas.

• Clase Loculoascomycetes. Las ascas son bituni-

cadas, persistentes y se originan en un ascostroma unilocular o plurilocular.

CLASE HEMIASCOMYCETES

Los Hemiascomycetes o Protoascomycetes han recibido estos nombres debido a que se piensa que son los más primitivos de los ascomicetes, pues su morfología y estructura son relativamente sencillas; con frecuencia el micelio falta por completo o está muy poco desarrollado, pero también hay formas con seudomicelios o con micelios típicos abundantes, aunque es común que los talos de los representantes de esta clase estén reducidos a simples células de formas diversas, con predominio de las esféricas, ovoides o elípticas.

Los Hemiascomycetes incluyen principalmente a las levaduras típicas, ciertas formas con escaso micelio parecidas a las levaduras, y a algunos hongos parásitos de las hojas de varias fanerógamas.

Los Hemiascomycetes comprenden tres órdenes:

• Orden Protomycetales. Las ascas se forman en estructuras esporíferas compuestas llamadas **sinascas**.

• Orden Endomycetales. Las ascas se forman directamente en los cigotos, que provienen de la fecundación de dos células, o por partenogénesis de una célula. En ocasiones se forma del cigoto, por gemación, un ascóforo erecto, diploide; en este caso dicha estructura es la que contiene las ascosporas.

• Orden Taphrinales. Las ascas provienen de células ascógenas binucleadas, que se generan de manera semejante a las clamidosporas de un micelio binucleado.

Orden Protomycetales

Comprende una sola familia, Protomycetaceae, con especies de hongos parásitos intracelulares de plantas vasculares, de los cuales aún no se conoce bien su ciclo de vida ni los detalles ultraestructurales de sus hifas. La estructura esporífera es interpretada como una asca compuesta, pero algunos micólogos la consideran como un tipo de esporangio, por lo que incluyen a los representantes de este orden en los ficomicotina que tienen celulosa en la pared celular de las hifas; no obstante, la presencia de celulosa en los Protomycetales sólo se ha detectado por la aparición de un color azul con el cloroioduro de cinc, pero falta la confirmación de la presencia de este compuesto con las técnicas de difracción con rayos X.

El micelio está compuesto por hifas septadas, cuyos compartimentos son multinucleados y pueden transformarse en células de latencia, de pared gruesa, llamadas clamidosporas. Cuando una de estas clamidosporas germina se forma un saco alargado que corresponde a la estructura llamada **sinasca**, cuyo centro presenta una gran vacuola, alrededor de la cual se dispone el protoplasma multinucleado del que se originan las ascosporas; al madurar, estas son expulsadas en masa, violentamente, desde la parte periférica de la sinasca. Las ascosporas, que se disponen en tétradas, supuestamente como resultado de divisiones meióticas, se consideran homólogas a ascas desnudas, que en conjunto constituyen una sinasca. Las ascosporas liberadas pueden multiplicarse por gemación o conjugarse en pares para formar células consideradas como cigotos; estos también pueden gemar o formar un micelio diploide con la capacidad de infectar al hospedante.

El género mejor conocido es *Protomyces*, cuyas especies (como *P. macrosporus*) parasitan plantas de la familia de las umbelíferas. Otros géneros son *Taphridium*, cuyos representantes (por ejemplo *T. umbelliferarum*) también atacan plantas de la familia mencionada, y *Mixia*, cuya única especie (*M. osmundae*) se desarrolla en helechos del género *Osmunda*. Al contrario de los otros dos géneros citados, *Mixia* presenta una pared alrededor de la vacuola de la sinasca, por lo que dicha vacuola queda delimitada de la porción esporífera periférica, como sucede con la columela del esporangio de un mucoráceo. Además, el micelio se desarrolla en las paredes celulares del hospedante y forma sinascas a partir de células hipertrofiadas del micelio, en vez de formarlas de las clamidosporas.

Orden Endomycetales

Muy pocos Endomycetales tienen un verdadero micelio y este, con frecuencia, es poco desarrollado, pues la gran mayoría, como las levaduras, tienen su talo reducido a una célula. La fecundación se efectúa entre dos gametangio, entre dos ascosporas o entre dos células vegetativas. A la plasmogamia sigue inmediatamente la cariogamia, por lo que no se forma un dicarion. Formado el cigoto, por lo común se transforma directamente en asca con ascosporas; en ciertos casos el cigoto diploide se reproduce por gemación muchas veces, dando lugar a células diploides, y posteriormente estas se transforman en ascas.

En su mayor parte, los Endomycetales son saprobios, aunque algunos viven como parásitos. Son de gran interés económico pues incluyen a las levaduras que tienen muchas aplicaciones en diversas industrias, motivo por el cual se tratarán los aspectos sobresalientes de este tipo de hongos, antes de indicar la clasificación del orden y las descripciones de los ejemplos seleccionados para las diferentes familias.

LEVADURAS

Importancia y concepto. Según el microbiólogo estadunidense Tanner, “ninguna clase de microorganismos ha estado más íntimamente asociada con el progreso y el desarrollo de la raza humana como las levaduras”. Gran verdad encierran estas palabras, pues es bien sabido que el hombre en tiempos remotos aprovechó prácticamente las fermentaciones efectuadas

por dichos microorganismos, aunque no llegó a conocer el aspecto microscópico de las levaduras antes del siglo xvii, y no pudo explicarse los cambios observados en los fenómenos en que estas intervienen.

Muchos años antes de nuestra era, los griegos y los egipcios se dedicaban al cultivo de la vid y a la fermentación del jugo de uva para obtener los vinos; por otra parte, la fabricación de la cerveza la practicaban los germanos, los galos y los españoles, y antes que ellos, varios siglos antes de Cristo, los caldeos, los asirios y los egipcios. La influencia de estas bebidas alcohólicas, y muchas otras más que se fermentan por levaduras, ha sido de enorme importancia en la economía y civilización de todos los pueblos.

El término **levadura** se aplicó por primera vez a la porción de masa fermentada que se mezclaba con otra para hacerla fermentar y lograr así una de las operaciones en la elaboración del pan, que es el levantamiento de la masa. Posteriormente se dio este nombre a toda masa destinada a levantar el pan o fermentar los líquidos azucarados, y por lo mismo se aplicó a la masa que hacía fermentar la cerveza y los vinos. En el momento en que se observaron y descubrieron los microorganismos que constituyen esa masa llamada levadura, este término se aplicó a los mismos.

En realidad, la primera manifestación visible que provocan las levaduras en la fermentación de los líquidos azucarados es el desprendimiento de gas carbónico, lo que conduce a la formación de espuma y, al mismo tiempo, a la elevación de partículas sólidas que son llevadas a la superficie del medio. Durante el proceso se forma un sedimento o "levadura" en el fondo del medio.

En 1680, Leeuwenhoek, observando al microscopio el sedimento que provoca la fermentación de la cerveza, fue el primero que vio las levaduras en gemación, a las que parece ser denominó fermento cervisiae o cerevisiae, indicando que dicho sedimento estaba formado de gran número de cuerpos de forma globular. En 1826 Desmazières expresó que estos microorganismos eran de naturaleza vegetal, los incluyó en el género *Mycoderma*, propuesto por Persoon en 1822, y les dio el nombre de *Mycoderma cervisiae*. Unos años después, diversos autores confirmaron las observaciones anteriores, y demostraron claramente que las levaduras de la cerveza y de los vinos estaban formadas por células vegetales organizadas, en las que se distinguían una membrana delimitante y un contenido viscoso y granuloso. Hicieron constar, también, que dichas células podían reproducirse por brotes y por la formación en su interior de cuerpos pequeños o esporas, los cuales podían quedar libres por la ruptura de la pared de las células madres. Pero lo más importante que se hizo constar en esa época fue la relación de causa y efecto que existe entre las levaduras y los jugos azucarados, indicándose que las células de estas levaduras eran las que producían la fermentación, y que sin ellas este fenómeno no se efectuaba. La conclusión de que las levaduras son seres vivos y, además, las causantes de la fermentación fue publicada casi simultáneamente por Cagniard Latour en Francia (1836) y por Schwann y Kutzing en Alemania (1837). Este último descubrió el núcleo de las levaduras, consideró que estas eran pleomórficas, pues podían tener una fase micelial y, aunque ya había comunicado antes (1834) de manera informal (en una carta dirigida a Ehrenberg), la relación que tienen las levaduras con la fermentación, su trabajo fue el último publicado entre los trabajos de los tres investigadores mencionados. Debido a dicha eventualidad, Cagniard Latour tiene prioridad en la publicación de tan importante descubrimiento. Este último investigador también descubrió la gemación en las levaduras e indicó que el tamaño de las levaduras de cerveza era semejante al de las levaduras de los vinos (1/50 mm); demostró que las levaduras secas, o sometidas a temperaturas de $-0.5°C$ en CO_2 líquido, eran aún activas y consideró que la transformación del azúcar en alcohol etílico y CO_2 se debía a la acción vital de dichos microorganismos. Debido precisamente a su capacidad para fermentar los azúcares, se dio a las levaduras el nombre de **sacaromicetes** o **sacaromicetos**, y posteriormente se les agrupó taxonómicamente en la familia Saccharomycetaceae.

Sin embargo, el papel de las levaduras no quedó bien definido hasta la época en que Pasteur (1859) inició sus memorables investigaciones sobre las fermentaciones. Desde este momento hasta nuestros días, numerosos investigadores se han dedicado a estudiar estos interesantes microorganismos, y han demostrado la significación tan importante que tienen en las actividades humanas. Son las levaduras las que fermentan y levantan la masa en la elaboración del pan; las que esencialmente se utilizan en la fabricación de la inmensa mayoría de las bebidas alcohólicas, dando lugar al establecimiento de industrias de gran poder económico en los países, y las que se emplean en las enormes fábricas de alcohol etílico y de otros productos. Por su alto contenido de vitaminas del complejo B, y su riqueza en proteínas, varias especies de levaduras se emplean con éxito como complemento alimenticio del hombre y los animales; otras se utilizan como fuente de grasas, glicerina y ácido succínico. Asimismo, algunas intervienen en la fermentación del cacao, contribuyendo a proporcionar el sabor y el olor tan exquisitos de este producto. Por otro lado, pueden ser perjudiciales, pues las hay que producen olores y sabores desagradables en las bebidas fermentadas, echan a perder la leche y sus derivados, así como mariscos, carnes, frutos y muchos otros alimentos. Varias especies parasitan a ciertos animales y al hombre, ocasionando a veces graves enfermedades, y hay algunas que se han encontrado parasitando plantas.

Desde que se descubrieron las levaduras, y con los primeros estudios de las mismas, numerosos autores trataron de dar un concepto de estos microorganismos, pero conforme avanzaron los conocimientos acerca de ellas, ese concepto se hizo más difícil, pues constituyen un grupo de microorganismos que no está bien definido ni es homogéneo. Los límites de su posición taxonómica son vagos y sujetos a decisiones arbitrarias. Filogenéticamente constituyen un grupo muy heterogéneo, lo que se puede observar al estudiar su clasificación, ya que se incluyen en grupos de hongos muy diversos. Así, las levaduras que forman

ascosporas se colocan en los Ascomycotina; las que generan esporas exógenas, semejantes a las basidiosporas o a los conidios, se sitúan entre los Basidiomycotina o en los Deuteromycotina (levaduras imperfectas); en este último grupo se clasifican también las que no producen ninguno de estos tipos de esporas y que sólo se reproducen por gemación. Aun en el grupo de los cigomicetes hay hongos que bajo ciertas condiciones forman levaduras en alguna de sus fases de crecimiento, por ejemplo algunas especies del género *Mucor* (*M. rouxianus* y *M. racemosus*).

De acuerdo con las ideas dominantes, y de una manera esencial y general, se puede expresar que las levaduras no constituyen una entidad taxonómica definida y que son hongos unicelulares, generalmente con células pequeñas, pero que en ocasiones pueden formar seudomicelios y aun micelios verdaderos; se reproducen por fisión o, en la mayoría de los casos, por gemación; muchas especies forman ascas y ascosporas; otras generan diversos tipos de esporas de origen asexual, como las que reciben los nombres de balistosporas y artrosporas; aunque es común que efectúen fermentación alcohólica, las hay que no producen este fenómeno.

Distribución y medios en que viven. Las levaduras son organismos cosmopolitas, probablemente de los más ampliamente distribuidos en la Tierra. Se encuentran en todos los continentes, en climas húmedos y secos, en los cálidos, templados y fríos, desde la orilla del mar hasta las alturas donde todavía se desarrollan los últimos vegetales superiores. Abundan en el aire, en el agua y en el suelo. Se presentan en los sustratos más diversos y variados, pudiéndose asegurar que casi no hay sustancia orgánica fermentada o en vías de degradación en la que no se hayan encontrado. Así, se han aislado, por ejemplo, de los suelos, de los restos de vegetales y animales en desintegración, de raíces, tallos, hojas, flores (nectarios), frutos, granos, semillas, cortezas de árboles y exudaciones vegetales; pus de las heridas y de órganos como los pulmones, tumores y úlceras; piel sana y lesionada; cubo digestivo del hombre y de los animales y excrementos de los mismos; esputos de personas sanas y enfermas; jugos de frutas, conservas, jaleas, jarabes, mieles diversas, salchichas, jamones y todo tipo de carnes expuestas en un ambiente contaminado; leche y sus derivado, salsas, cuerpos fructíferos de hongos superiores silvestres y cultivados; materias vegetales utilizadas en la industria, como tabaco y cacao en fermentación; pero sobre todo son abundantes en los jugos azucarados y en otros sustratos que están en fermentación y a partir de los cuales se elaboran muy diversos tipos de bebidas alcohólicas, muchas de ellas típicas de cada país y aun de ciertas regiones. En México fácilmente se pueden observar en los jugos o mostos en fermentación, con los que se elaboran la cerveza, los vinos y las sidras, así como en los sustratos de los que se elaboran ciertos alimentos y bebidas típicos de nuestro país (pozol, tesgüino, tepache, colonche, mezcal, tequila, charanda, comiteco y sotol).

Morfología y estructura. Las levaduras son unicelulares; sus células tienen formas y dimensiones muy diversas. Pueden ser esféricas, ovales, elípticas, cilíndricas, cortas o alargadas, claviformes, triangulares y con los extremos redondeados o apiculados. Como son polimorfas adoptan distintas formas dentro de la misma especie y aun en el mismo cultivo, lo cual depende de diversos factores, especialmente del sustrato en que viven y de la edad de los cultivos. Debido a esta circunstancia, la forma no siempre puede tomarse como carácter taxonómico.

En muchos casos, al reproducirse las células, quedan unidas formando pequeñas o largas cadenitas que son los seudomicelios; asimismo, algunas de ellas pueden desarrollar largos filamentos que constituyen un micelio verdadero.

Las dimensiones más comunes de las células varían entre 2 y 4 μm de ancho y 2 a 8 μm de largo; sin embargo, se encuentran levaduras alargadas que tienen 10, 15 o 25 μm de longitud, y aquellas que constituyen filamentos llegan a tener hasta 50, 70 y más micrómetros.

Las levaduras presentan las partes de una célula completa: pared celular y protopiasma; este último comprende la membrana fundamental (plasmalema), el citoplasma y el núcleo. La pared celular o cápsula de secreción es delgada o gruesa según la edad de las células y la especie de levadura; puede contener sustancias diversas: está formada principalmente de polisacáridos constituidos por mananas, β-glucanas y algo de quitina; la pared primaria, cuando la célula de una levadura se divide, casi siempre es quitinosa, pero después, en las células maduras o viejas, son más abundantes los otros dos polisacáridos mencionados. Unas décadas antes de la época actual se pensó que la pared de las levaduras era de celulosa, aunque de un tipo algo diferente a la celulosa de los vegetales superiores, al cual se le llamó celulosa de las levaduras; pero ahora se sabe que las sustancias que forman dicha pared son las indicadas anteriormente, al menos para las levaduras de la clase Hemiascomycetes, pues las levaduras que se forman en hongos de otros grupos taxonómicos (cigomicetes, deuteromicetes o basidiomicetes) pueden presentar una constitución química diferente; por ejemplo, la pared de las levaduras que se produce en los hongos del género *Mucor* (de los cigomicetes) es fundamentalmente de quitina, en tanto que la pared en los géneros *Sporobolomyces* (deuteromicetes) y *Rhodosporidium* (basidiomicetes), así como en las fases imperfectas de este último, correspondientes al género *Rhodotorula* (deuteromicetes), está constituida por quitina y mananas.

En algunas levaduras, la pared celular es muy gruesa y se modifica en su porción externa constituyendo una cápsula mucosa o gelatinosa, semejante a la cápsula que presentan muchas bacterias. En todas las especies del género *Cryptococcus* (deuteromicetes), y especialmente en *C. neoformans* que corresponde a la fase imperfecta de *Filobasidiella neoformans* (basidiomicetes), existe una cápsula muy desarrollada, constituida de varios carbohidratos, principalmente del grupo de las dextranas y xilanas.

La membrana fundamental tiene estructura, constitución y funciones semejantes a las de otras células, y en los fenómenos de plasmólisis se retrae junto con el citoplasma. El citoplasma es transparente y presen-

ta diversas estructuras metaplasmáticas, así como granulaciones paraplasmáticas. Entre las primeras están las mitocondrias, el retículo endoplasmático y las vacuolas; a las segundas corresponden el glucógeno, los glóbulos de grasa y los gránulos metacromáticos.

Las mitocondrias son corpúsculos refringentes constituidos por lipoides o grasas y nucleoproteínas que contienen ácidos ribonucleico y desoxirribonucleico. La gran actividad secretora y fermentativa de muchas levaduras está ligada al desarrollo de estos corpúsculos.

El retículo endoplasmático, como en otras células eucariónticas, está constituido por numerosas membranas tubulares lisas, o bien granulosas cuando tienen gránulos de ribosomas en la superficie.

Las vacuolas pueden estar presentes en número de una o varias; contienen el jugo celular, que está formado principalmente por agua con diversas sustancias de reserva, de secreción y excreción, así como cristales de sales y de ácidos orgánicos. Es frecuente el desarrollo de una gran vacuola en el interior de la célula.

El glucógeno es casi siempre abundante en las levaduras que se desarrollan en medios óptimos ricos en glúcidos, y disminuye a medida que estos se agotan; se encuentra localizado en vacuolas especiales, llamadas vacuolas de glucógeno.

Los glóbulos de grasa, pocos o numerosos, pequeños o grandes, homogéneos y muy refringentes, se encuentran dispersos en el citoplasma; son más abundantes en las células bien nutridas y desaparecen cuando se agotan las sustancias alimenticias en el medio. Ciertas levaduras llegan a tener tal cantidad de estos glóbulos, que se emplean industrialmente en la obtención de grasas.

Los gránulos metacromáticos constituidos por la volutina (polimetafosfatos) representan la sustancia de reserva más importante del núcleo. Estos gránulos también pueden encontrarse en el citoplasma, principalmente en las vacuolas, como inclusiones con movimiento browniano, por lo que reciben el nombre de cuerpos danzantes.

La estructura y posición del núcleo de las levaduras fue un problema muy discutido, pero en la actualidad, con las técnicas de microscopía electrónica, que han permitido estudiar cortes ultradelgados de las células de estos microorganismos, se sabe que, como todos los eucariontes, dicho núcleo está delimitado por una doble membrana que presenta numerosos poros y que en su interior contiene el nucleoplasma o jugo nuclear, a veces muy abundante, por lo cual se le consideró como una gran vacuola a la que se denominó vacuola nuclear. Es difícil precisar la presencia de uno, dos o varios nucléolos, las características y distribución del material cromatínico (cromosomas), así como la división y migración del mismo dentro del núcleo. La membrana nuclear permanece intacta durante la mitosis, a diferencia de lo que sucede durante este fenómeno en las células de los vegetales y de los animales superiores, en las que la membrana nuclear se desintegra. Este problema se complica porque la estructura del núcleo de las levaduras puede variar según el grupo taxonómico al que pertenecen las mismas y, además, en los hongos dimórficos con fase micelial y de levadura, puede ser diferente la estructura nuclear, según la fase en que se encuentren dichos hongos, aunque esto debe aún ser comprobado en la mayoría de los casos.

La mitosis de las levaduras de la clase Hemiascomycetes parece ser incompleta, pues no ha sido precisada la metafase ni la formación de placa ecuatorial. Por el contrario, los cromosomas, que generalmente son pequeños y esferoidales o filamentosos y granulosos, quedan situados en distintos niveles del huso acromático. No intervienen centrosomas o centríolos durante la división cariocinética; en lugar de estos orgánulos están presentes los llamados cuerpos polares del huso, situados sobre la membrana nuclear o intercalados en la misma. Estos cuerpos también son denominados centros organizadores de microtúbulos; cada uno de ellos constituye la estructura que se conoce con el nombre de placa nuclear. Esta estructura está relacionada con la formación de los microtúbulos que constituyen un pequeño huso acromático dentro del núcleo. Durante la mitosis se deslizan en sentido opuesto los dos cuerpos polares, hasta colocarse uno en cada polo del huso. Los cromosomas emigran equitativamente hacia ambos polos durante la anafase, y en la telofase se forman los núcleos hijos después del alargamiento del núcleo original, a manera de campana, y del estrangulamiento del mismo en la parte media, quedando un núcleo en cada una de las células formadas.

En el caso de que la división se efectúe por gemación, que es la más frecuente en las levaduras, un núcleo queda en la célula madre y otro, al principio más pequeño que el de la célula original, en la yema.

Las células de las levaduras cuando son observadas en el microscopio pueden presentar cierta coloración si están agrupadas, pero individualmente son incoloras, más o menos transparentes; cuando se desarrollan en medios de cultivo sólidos, originan colonias que pueden ser de color blanco, crema y aun ligeramente moreno; en algunos casos los cultivos tienen colores rojizos, rosados, anaranjados o amarillentos, lo que se debe generalmente a la presencia de pigmentos carotenoides.

Reproducción asexual. Las levaduras se reproducen asexualmente por dos métodos esenciales: gemación y división transversal o fisión.

La **gemación** es el procedimiento más común de multiplicación de las levaduras. Consiste en la formación de una o varias yemas que aparecen como pequeñas prominencias en la superficie de las células; al crecer estos brotes o yemas se separan de la célula madre por una constricción en la base. En ocasiones, las células hijas dan yemas antes de separarse de la célula madre, por lo que las células quedan unidas unas con otras, formando cadenas que llegan a constituir seudomicelios y aun micelios verdaderos. Durante la gemación, el núcleo se divide por mitosis; un núcleo pasa al brote y otro queda en la célula madre, según se explicó; las levaduras, en su gran mayoría, se reproducen por gemación, por ejemplo todas las del género *Saccharomyces*, que comprende muchas de las especies más interesantes desde el punto de vista

industrial.

En la **fisión** o división transversal, la célula se alarga un poco, su núcleo se divide en dos, y se forma un tabique transversal más o menos en la parte media, separando a la célula madre en dos células hijas uninucleadas. Como en el caso anterior, las células resultantes pueden separarse o quedar unidas; en este último caso se llegan a formar seudomicelios y micelios. Este tipo de reproducción se presenta en diversas especies de levaduras, especialmente en las del género *Schizosaccharomyces*.

Existen levaduras que, además de las anteriores, presentan otros tipos de reproducción asexual por medio de esporas especiales que reciben los nombres de balistosporas, artrosporas, blastosporas y clamidosporas, principalmente en las de la subdivisión Deuteromycotina, ya descritas.

Reproducción sexual. La reproducción sexual puede realizarse entre dos células somáticas o entre dos ascosporas, ambas haploides, que actúan como gametangios.

La fecundación, copulación o conjugación puede efectuarse por isogamia o por anisogamia, esta última llamada también **heterogamia**.

La isogamia se realiza entre dos células de aspecto semejante, por simple contacto de las mismas o por emisión de tubos de conjugación. En el primer caso, observado en las especies del género *Saccharomyces*, las células, después de ponerse en contacto, rompen sus paredes, se fusionan los protoplasmas y los núcleos, y se obtiene un cigoto con núcleo diploide; esto sucede, por ejemplo, en las especies del género *Schizosaccharomyces*.

La anisogamia o heterogamia se ha encontrado en algunas especies del género *Zygosaccharomyces*, conjugándose dos células de distinto tamaño; el contenido de la pequeña (♂) pasa hacia la grande (♀) a través del tubo de conjugación y en esta última se forma el cigoto. Pero pueden existir, en este mismo género, casos intermedios entre isogamia y anisogamia, pues a veces las dos gametas son de iguales dimensiones, pero una vez que se forma el tubo de conjugación, el contenido de una célula pasa al centro de la otra en donde se forma el cigoto; la primera puede considerarse como masculina, y la segunda como femenina, o bien + y —, respectivamente.

Estas dos modalidades, y otras más, han sido observadas en México en la especie descrita como *Zygosaccharomyces ochoterenai*, aislada de melazas del coco de Yucatán, así como en *Z. bailii*, aislada recientemente en este mismo país, de la pulpa de la membrana gelatinosa llamada “madre del vinagre” (dicha membrana se desarrolla durante la producción del vinagre, en la superficie del vino) y, en otros países, de vino de uva, jugo de manzana, refrescos, pepinos en salmuera, heces y otros sustratos.

Muchos autores consideran las especies del género citado dentro del género *Saccharomyces*, pero en este las ascosporas se forman directamente de las células vegetativas, y en *Zygosaccharomyces* las ascosporas se originan después de la conjugación de dos células independientes.

En especies del género *Nadsonia* se realiza una anisogamia entre una célula madre y una de sus yemas aún adherida; este fenómeno es la **pedogamia**. La yema se incurva hasta tocar a la célula madre, se rompen las paredes en el punto de contacto, el contenido de la yema pasa a la célula madre y se forma un cigoto; después el cigoto forma un brote en el polo opuesto al primer brote, y su contenido pasa a ese segundo brote, que se convierte en asca, generalmente con una ascospora.

La copulación de las ascosporas se presenta en especies del género *Saccharomycodes*. Las cuatro ascosporas producidas en el asca se unen por pares dentro de la misma, mediante un canal o tubo de conjugación ; se forman dos cigotos que germinan formando un tubo cada uno, a partir del cual se originan por gemación células vegetativas diploides.

Cualquiera que sean los tipos de fecundación después de la formación del cigoto, este experimenta meiosis en su núcleo, formándose dos o más núcleos haploides; a expensas de cada uno, que se rodea de citoplasma, de una membrana y de una pared, se constituye una ascospora; el cigoto se transforma en asca, generalmente con dos a cuatro, en ocasiones con una, o bien, por el contrario, con varias ascosporas.

Por lo común las ascosporas se desarrollan y constituyen células vegetativas haploides, pero en ciertos casos, como ya se indicó, se conjugan y forman cigotos, que a su vez forman células vegetativas diploides.

En muchas levaduras faltan por completo los fenómenos sexuales típicos, y entonces las ascas y ascosporas se desarrollan partenogenéticamente a partir de células somáticas. Lo mismo sucede con levaduras que normalmente tienen fenómenos sexuales, porque en ocasiones las células vegetativas dan, por partenogénesis, ascas y ascosporas.

Las formas de las ascosporas de las levaduras son muy diversas: esféricas, ovoides, reniformes, angulares, hemisféricas con un reborde en la cara plana que les da el aspecto de sombrero, esféricas u ovoides rodeadas de un anillo que les da la apariencia del planeta Saturno, esféricas u ovoides con erizaciones en la membrana, y a veces presentan otras formas como la de huso y la acicular. En muchos casos, las formas de las ascosporas constituyen caracteres taxonómicos bien definidos, que caracterizan a ciertos géneros y aun a diversas especies.

Al madurar, las ascosporas quedan libres por rompimiento o por desintegración de la pared del asca; si caen en medio propicio, se transforman en células vegetativas; en caso contrario, como son capaces de soportar condiciones ambientales adversas, resisten un tiempo más o menos largo en vida latente. En esta forma es como son diseminadas por aire, agua, animales y otros agentes, a medios y a sitios muy diversos y aun lejanos. A esto se debe, en gran parte, que las levaduras sean cosmopolitas.

Ciclos biológicos. Las levaduras poseen, según Guilliermond, tres tipos de ciclos biológicos, que se pueden llamar haplobióntico, diplobióntico y haplodiplobióntico.

El ciclo **haplobióntico** es el más común entre los hongos; puede ser ejemplificado con los ciclos de vida

del hongo levaduriforme *Dipodascopsis uninucleatus* y de la levadura típica *Schizosaccharomyces octosporus*, el primero de la familia Ascoideaceae y el segundo de la familia Saccharomycetaceae, aunque algunos micólogos clasifican los géneros de estas dos especies en la familia Dipodascaceae.

En este tipo de ciclo, todas las células somáticas y de reproducción asexual, así como los gametangios, tienen núcleos haploides y sólo el cigoto es diploide.

D. uninucleatus (fig. 262) presenta micelio septado con células y gametangios uninucleados, estos últimos formados por pares; al madurar, de cada par, un gametangio (el femenino) llega a ser ligeramente mayor que el otro, el cual funciona como masculino, pues su núcleo es el que emigra hacia el núcleo del gametangio femenino. Ambos gametangios se fusionan y se forma el cigoto (única célula diploide del ciclo); este se divide por meiosis para producir cuatro núcleos y, por subsecuentes mitosis, se originan múltiples núcleos, al mismo tiempo que se desarrolla el asca por alargamiento de la célula correspondiente al cigoto, en la cual se desarrollan tantas ascosporas como núcleos se originaron en el proceso indicado. Las ascosporas salen por un poro que se forma en la punta del asca y, al germinar, producen hifas somáticas haploides. *S. octosporus* (fig. 263) se caracteriza porque cada una de sus células somáticas tiene un núcleo haploide. En la especie que se ha tomado como ejemplo, las levaduras son un poco alargadas, cilíndricas, ovales o redondas; por varias generaciones se reproducen por división transversal, dando células semejantes que vuelven a dividirse. En el momento de la fecundación, dos de estas células, con caracteres sexuales distintos (+ y —), se acercan, producen una pequeña prolongación por la que se unen y se forma un tubo o canal de conjugación; los núcleos, que son haploides, se desplazan al tubo, donde se fusionan formando un núcleo diploide. Los protoplasmas de ambas células fluyen al tubo, el cual se ensancha y las dos células se unen formando una sola célula que es el cigoto. El núcleo diploide se divide en cuatro por meiosis y luego cada núcleo se divide por mitosis típica, de manera que se forman ocho núcleos haploides; cada núcleo se rodea de protoplasma, membrana y pared, y se constituyen así ocho ascosporas; el cigoto se transforma en asca. Las ascosporas haploides, al quedar libres, se transforman en células vegetativas o somáticas, que inician un nuevo ciclo al reproducirse por fisión.

En el ciclo diplobióntico las células vegetativas son diploides, y la fase haploide es muy corta. El ejemplo representante de este ciclo es *Saccharomycodes ludwigii*. Las células somáticas diploides, de forma de limón o de salchicha, se reproducen durante muchas generaciones por gemación, generando numerosas células diploides. En condiciones propicias para la esporulación, muchas células suspenden su reproducción por gemación, y dividen su núcleo por meiosis, obteniéndose cuatro núcleos haploides, alrededor de los cuales se delimitan sendas ascosporas, mientras que las células forman ascas. Después las cuatro ascosporas haploides de cada asca se conjugan por pares para formar así dos cigotos (diploides). Estos germinan por un tubo que sale del asca y constituye un pequeño micelio, que por gemación forma células diploides, que son las levaduras; estas inician su reproducción por brote y así se completa el ciclo.

El ciclo **haplodiplobióntico** se llama así porque durante el mismo se forman células vegetativas haploides y diploides. El tipo representante del mismo es la especie *Saccharomyces cerevisiae* (fig. 264). Existe una generación de células diploides, grandes y vigorosas y de formas esféricas u ovales, que se reproducen muchas veces por gemación, originando células también diploides. En condiciones especiales cesa la gemación y el núcleo de estas células se divide por meiosis, se forman cuatro núcleos haploides, y a expensas de ellos se constituyen cuatro ascosporas haploides dentro de cada asca. Dos de las ascosporas llevan carácter sexual —, y otras dos el carácter sexual +. Al quedar libres las ascosporas, y en medio propicio, se transforman en células vegetativas haploides, también esféricas u ovales, pero más pequeñas que las diploides. Estas células se reproducen por gemación dando muchas generaciones de levaduras haploides. En condiciones apropiadas, las células que tienen carácter — y + se aproximan, se fecundan y forman un cigoto diploide. Los cigotos diploides se multiplican por gemación y forman nuevamente células diploides.

Clasificación y ejemplos importantes. La clasificación de las levaduras es uno de los problemas más difíciles con que se han encontrado los micólogos, debido a que son microorganismos muy heterogéneos, y aun en la actualidad este problema no está completamente resuelto. El primer carácter que se toma en cuenta en la taxonomía de las levaduras es la presencia o ausencia de ascosporas, distinguiéndose dos grandes grupos: levaduras **ascosporógenas** (forman ascosporas) y levaduras **anascosporógenas** (no forman ascosporas). A su vez, este último grupo se clasifica principalmente en la subdivisión Deuteromycotina ya estudiada, aunque algunas levaduras, según se ha indicado, pueden corresponder a otros grupos taxonómicos. En este capítulo sólo se estudian las levaduras ascosporógenas.

En la clasificación de los géneros y de las especies se toman en cuenta caracteres morfológicos, principalmente: tipo de reproducción asexual, forma y tamaño de las células, formación de ascosporas, forma de estas y caracteres macroscópicos de los cultivos, así como los fisiológicos y bioquímicos (formación de película en medios líquidos, fermentación y asimilación de azúcares, asimilación de nitratos y de etanol, desintegración de grasas y arbutina, producción de pigmentos carotenoides, de compuestos amiláceos, de ésteres y de grasas, entre otros caracteres). En algunos casos también se toma en cuenta la formación de seudomicelios, de micelios verdaderos, de clamidosporas, de artrosporas y de blastosporas.

Las levaduras ascosporógenas son los representantes del orden Endomycetales, que comprende cinco familias: Ascoideaceae, Endomycetaceae, Saccharomycetaceae, Spermophthoraceae y Cephaloascaceae. Algunos autores consideran que las levaduras típicas son las de la familia Saccharomycetaceae, en la

cual predominan los talos con células independientes que se reproducen por gemación y cuando se desarrolla un micelio este es poco abundante, aunque en ciertas condiciones pueden formar seudomicelios y aun micelios verdaderos bien definidos y, según los géneros y especies, las ascas presentan generalmente cuatro ascosporas de diversas formas (casi siempre esféricas, esferoidales, hemisféricas o en forma de sombrero y de Saturno), pero a veces producen hasta ocho o, por el contrario, menos de cuatro (una a tres); en caso de seguir el criterio de dichos autores, las familias restantes son tratadas como hongos levaduriformes u hongos afines a las levaduras.

En la familia Ascoideaceae las ascas tienen un número indefinido de esporas y son multispóricas. En el resto de las familias del orden Endomycetales las ascas tienen un número definido de ascosporas (entre una y ocho, generalmente cuatro) según los géneros y las especies.

En la familia Endomycetaceae fueron incluidas por algunos autores apenas hace pocas décadas todas las levaduras ascosporógenas. El micelio es abundante y está bien desarrollado. En otros caracteres hay varias semejanzas con la familia Saccharomycetaceae.

La familia Spermophthoraceae se caracteriza por las formas de las ascosporas: de aguja (aciculares), de huso (fusiformes) o de hoz (falciformes) que no presentan las otras familias de los Endomycetales.

En la familia Cephaloascaceae el cigoto produce un ascóforo erecto, diploide, en cuyo ápice se forman las ascas por gemación, a diferencia de lo que sucede en las familias anteriores, en las que el cigoto es una célula que se transforma directamente en asca, o bien esta se produce partenogenéticamente.

Entre los principales géneros y especies del orden Endomycetales se tratan los siguientes.

Ascoidea, *Dipodascus* y *Dipodascopsis* (fam. Ascoideaceae). Algunos autores consideran a los dos últimos géneros en una familia aparte (fam. Dipodascaceae) debido a que forman ascas no proliferantes como en el primer género mencionado, en el cual las ascas proliferan interiormente, de manera que dentro de las ascas vacías se forman nuevas ascas repetitivamente; no obstante, en los tres géneros el talo es un micelio ramificado y las ascas son multispóricas, más o menos cónicas, largas y adelgazadas hacia la punta; por otra parte, quedan comprendidas en dichos géneros especies saprobias que se desarrollan en exudados vegetales (por ejemplo de bromeliáceas tropicales) y que viven asociadas con insectos, como los llamados escarabajos ambrosía.

En *Ascoidea* no se forman gametangios; la cariogamia se efectúa por fusión, en las hifas, de dos núcleos sexuales compatibles o entre dos núcleos que se unen por la copulación de dos ascosporas cuando estas se encuentran aún dentro del asca. Las ascosporas tienen forma de sombrero. La reproducción asexual se efectúa por blastosporas y clamidosporas. Las especies de este género, como *A. asiatica* y *A. rubescens*, son saprobias; se desarrollan en exudados vegetales y en insectos coleópteros relacionados con dichos exudados.

En *Dipodascus*, por ejemplo *D. albidus*, hay reproducción asexual por blastosporas y artrosporas y los gametangios son multinucleados. En *Dipodascopsis uninucleatus* (figs. 262 y 265), la única especie del género, puede haber formación de blastosporas pero no de artrosporas, y los gametangios son uninucleados. En ambas especies sólo es funcional un par de núcleos que al unirse forman el núcleo diploide del cigoto; de este se forma una asca multispórica, y de ella salen las ascosporas, que son pequeñas, esferoidales o elípticas, a través de un poro apical. Algunos autores relacionan filogenéticamente los géneros *Dipodascus* y *Dipodascopsis* con los cigomicetes; consideran que en estos géneros hay copulación gametangial, que el asca multispórica de los mismos es un esporangio homólogo al esporangio que se origina al germinar el cigosporangio de los cigomicetes, el cual, a su vez, es comparable al asca joven que se forma cuando se efectúa la meiosis en el cigoto.

Eremascus (fam. Endomycetaceae). Desarrolla abundante micelio septado con células jóvenes uninucleadas, y después multinucleadas; no forma artrosporas ni blastosporas; reproducción asexual por fisión de las células; reproducción sexual por isogamia, formándose ascas globosas con ocho ascosporas; las ascas, haploides, se desarrollan como protuberancias del micelio, una vez que se unen por el ápice, a manera de asa, los gametangios originados como evaginaciones erectas de sendas células vecinas (**gametangiogamia**, copulación gametangial). No efectúa fermentación, pues los productos de desasimilación sólo se originan por un proceso oxidativo. Las especies son saprobias. *E. fertilis* se ha encontrado en jugos y jaleas de frutas como manzanas y grosellas.

Endomyces (fam. Endomycetaceae). Forma micelio septado que puede originar artrosporas pero no blastosporas; reproducción asexual por fisión de las células; formación de ascosporas por conjugación (gametangiogamia heterogámica) o por partenogénesis; ascosporas ovales o en forma de sombrero. Desasimilación oxidativa y a veces fermentativa. Las especies son saprobias en el suelo y en exudados o en infusiones de vegetales en enriamiento, y sobre las fructificaciones de algunos hongos superiores. *E. candidum* se desarrolla en el suelo y *E. magprusii* en escurrimientos gomosos de troncos de encinos; ambas especies presentan gametangiogamia y esporas ovales. *E. decipiens* ha sido aislada de fructificaciones del hongo *Armillariella mellea*; forma ascosporas en forma de sombrero, aunque no ha sido observada la unión sexual. *E. reessii* tiene importancia industrial; se utiliza en el enriamiento de las fibras del kenaf o yute de Java (*Hibiscus cannabinus*).

Schizosaccharomyces (fam. Saccharomycetaceae). Células generalmente cilíndricas, rectangulares, a veces ovales o redondas. Reproducción asexual sólo por fisión. A veces puede formarse micelio verdadero que se desintegra en artrosporas. Conjugación isogámica, que da lugar a un asca con cuatro a ocho ascosporas redondas, ovales o reniformes. Todas las especies son fermentativas.

Son levaduras tropicales que viven a menudo en la superficie de los frutos azucarados como las uvas, y que se desarrollan en medios con alto contenido de

azúcar, como las melazas del azúcar de caña. La especie más importante es *S. pombe*, estudiada por Lindner en 1893, quien la aisló de la cerveza llamada *pombe* por los nativos del este de África, quienes la elaboran a partir del mijo. En el mismo año fue encontrada por Vorderman en la bebida alcohólica llamada arrak, que se elabora en Java, en la cual desempeña un papel esencial en su fermentación. Esta bebida se hace a partir de melazas y harina de arroz. Posteriormente ha sido aislada de jugos de uva, y de melazas de azúcar de caña con las que se elabora el ron.

En cultivos puros y en razas seleccionadas, esta levadura es muy empleada en diversas destilerías y en fábricas de alcohol etílico, ya que produce bastante alcohol, tolera altas concentraciones del mismo y tiene gran resistencia al ácido acético.

Otras especies son *S. octosporus* (figs . 263 y 270) y *S. versatilis*, aisladas de diversos medios, como jugo de uva , miel, grosellas y extracto de koji . Este último es una masa fermentativa que contiene varios microorganismos, hecha con almidón de arroz, y que se utiliza en Oriente, especialmente en Japón, para preparar diversas clases de vinos, salsas, quesos y licores. Por su poder fermentativo, estas especies de levaduras se emplean en forma de cepas puras, sobre todo la primera, en fábricas de alcohol etílico y en industrias de licores.

Endomycopsis (fam. Saccharomycetaceae). Adopta principalmente el aspecto de un verdadero micelio tabicado cuyas células se reproducen por fisión y que además son capaces de originar blastosporas en las partes laterales y terminales del micelio. También presenta seudomicelio y levaduras aisladas que se reproducen por brote; las ascas se originan por conjugación o por partenogénesis, con una a cuatro ascosporas en forma de sombrero, de hoz, esféricas con un anillo a semejanza del planeta Saturno, redondas u ovales. Tiene un poder fermentativo muy débil.

Una especie importante es *E. fibuliger*, encontrada por Lindner (1907) en la masa del pan, sobre la que forma manchas cretosas, y ocasiona alteraciones del pan en fermentación. También fue encontrada en Japón por Saito (1913) en la llamada levadura china, utilizada para la fabricación del producto denominado hoang-chui, especie de cerveza que se elabora utilizando el mijo como sustrato básico. Este microorganismo tiene la propiedad de producir abundante amilasa, por lo que es utilizado en algunas industrias para sacarificar el almidón. Otra especie de gran importancia es *Endomycopsis vernalis* (antes conocida como *Endomyces vernalis*), especie descubierta en Alemania en 1896, en la savia azucarada de varios árboles; es particularmente común en la primavera, en la savia de los álamos. No fermenta, pero es de importancia económica porque produce abundante grasa a expensas de azúcares. Durante la Primera Guerra Mundial, Alemania utilizó esta levadura en la producción industrial de grasas para el consumo humano. *E. lipolytica* es el estado sexual de *Candida lipolytica*, especie heterotálica capaz de asimilar hidrocarburos, y de hidrolizar grasas que puede utilizar en su metabolismo.

Saccharomyces (fam. Saccharomycetaceae). Es el género más importante de las levaduras, desde el punto de vista económico, pues sus especies son las más utilizadas en las industrias de fermentación alcohólica (por ejemplo en destilerías, fábricas de alcohol etílico y de diversas bebidas alcohólicas), en la elaboración del pan y como complemento alimenticio del hombre y de los animales domésticos. Tiene células esféricas, ovales y elípticas con gemación multipolar; a veces forma seudomicelio. Conjugación isogámica o heterogámica; ascas con una a cuatro ascosporas generalmente redondas u ovales, aunque a veces son en forma de sombrero, angulares o reniformes. Fermentación muy vigorosa de los azúcares, especialmente de la glucosa. Algunas especies heterotálicas, como *S. kluyveri*, presentan el fenómeno de aglutinación sexual; este consiste en la precipitación de las células de una mezcla en suspensión de dos cepas compatibles, una de sexo + y otra de sexo —. Este fenómeno también es evidente en algunas especies heterotálicas de otros géneros de levaduras, por ejemplo en *Hansenula matritensis* (=*Citeromyces matritensis*), que se desarrolla en soluciones de azúcar, generalmente en las muy concentradas.

La especie más importante es *S. cerevisiae* (figs. 264, 269 y 683), nombre que le dio por primera vez Meyen, en 1838. Fue seguramente, como ya se indicó, la primera levadura observada al microscopio por Leeuwenhoek en 1680, y por otros investigadores posteriormente. Es interesante anotar que el nombre usado en 1825 por Desmazières fue el de *cervisiae* (*Mycoderma cervisiae*), y no el de *cerevisiae*. *Cervisiae* es el genitivo de *cervisia* , nombre latino de la cerveza. Por su origen parece que es una palabra céltica, probablemente introducida al latín por Plinio en su *Historia natural* (*Naturalis Historia*). Una casual semejanza entre los términos *cervisia* y Ceres, diosa de la agricultura entre los romanos, y también de los cereales, pudo haber traído como consecuencia la alteración de *cervisiae* a *cerevisiae*.

Esta levadura, en forma espontánea de inóculo natural o en cultivos puros, en sus numerosas cepas seleccionadas por el hombre, es la más utilizada en todo el mundo en la fermentación de uvas y otros frutos, melazas y exudaciones de plantas (como los jugos de palmeras), entre otros sustratos. También es importante en la fermentación del cacao y de muchas bebidas fermentadas, como el tepache (muy usado en México desde antes de la Conquista, elaborado originalmente de maíz, y en la actualidad a partir de diversas frutas) y el pulque (producido con el aguamiel que secretan ciertos magueyes). En el capítulo 17 se incluyen más ejemplos de productos fermentados con *S. cerevisiae*.

S. cerevisiae es una especie muy versátil que puede desarrollarse en muchos sustratos, adoptar modalidades en su morfología y efectuar diversas actividades químicas. Debido a esto se describieron muchas variedades taxonómicas y aun especies en apariencia diferentes a ella y que no son más que cepas de la misma en sus diversas formas fisiológicas. Entre las numerosas cepas de *S. cerevisiae* son particularmente útiles las que fueron denominadas por muchos autores *Saccharomyces cerevisiae* var. *ellipsoideus* y *S. ellipsoideus*. Fueron Reess (1870) y Hansen (1883) los prime-

ros que estudiaron esta levadura, la que encontraron en la superficie de las uvas maduras y en los mostos de uva en fermentación, y a la cual dieron el nombre de *S. ellipsoideus*. Desde esa época se sabe que esta levadura es la que esencialmente interviene en la fermentación de los vinos de uva. Posteriormente, los investigadores mencionados indicaron que es sólo una variedad de la levadura de cerveza, por lo que le dieron el nombre de *S. cerevisiae* var. *ellipsoideus*. En la actualidad, en aquellas industrias que se guían por las técnicas zimológicas modernas, esta modalidad de *S. cerevisiae* es la más utilizada, con gran número de cepas puras seleccionadas, en la elaboración de los mejores vinos de uva.

En tiempos antiguos, todas las fermentaciones de cervezas, vinos de uva y de otros frutos fueron espontáneas, o sea que se efectuaban por las levaduras de los diversos mostos o sustratos que se utilizaban en la elaboración de los mismos, y ello se debe a sus magníficas propiedades fermentativas y a otras buenas cualidades que sólo reúnen algunas levaduras, como *S. cerevisiae*. Esta especie es muy utilizada en la fermentación de los productos con los que se elaboran los distintos tipos o clases de whisky, ginebra, brandy, ron y otras bebidas alcohólicas. En las fábricas de alcohol etílico, es de las levaduras más empleadas, ya que produce y tolera altas concentraciones de alcohol, y tiene características estables y uniformes.

Durante muchos años la levadura prensada usada en las panaderías era la producida en las cervecerías y destilerías (especialmente *S. cerevisiae*), que se forma en grandes cantidades en los depósitos de fermentación. Esta levadura era separada por centrifugación, lavada y prensada para enviarla al mercado. La levadura de las destilerías es más apropiada en la panificación que la producida en las cervecerías, ya que esta última es un poco oscura y algo amarga, debido al lúpulo que se agrega al mosto antes de la fermentación. En la época actual la mayor parte de la levadura usada en panificadoras es elaborada especialmente para dicho propósito a partir de cultivos puros.

Miles de toneladas de levadura, especialmente de cerveza, tratada adecuadamente para eliminarle el sabor amargo, son utilizadas anualmente en todo el mundo como complemento alimenticio del hombre, ya sea prensada o en fresco, o deshidratada en polvo o en comprimidos. También se usan cantidades considerables en la alimentación de diversos animales domésticos, especialmente del ganado.

A fines del siglo anterior, y siguiendo el ejemplo de la industria cervecera, se inició en Alemania (1894) la selección de cultivos puros para la elaboración de los vinos, instalándose el primer laboratorio con este objeto. Desde esa época, otros países han seguido el ejemplo de Alemania, lográndose resultados muy satisfactorios en la selección de cepas puras.

En los viejos países vinícolas, la industria de los vinos aún confía en las levaduras que llevan naturalmente las uvas, cuando las estaciones permiten la buena producción de estos frutos. Solamente en estaciones desfavorables para el cultivo de la vid, los productores en esos países recurren a cepas seleccionadas de levaduras.

Todavía a principios de este siglo se pensaba que el sabor característico de los diferentes vinos era debido únicamente al suelo, al agua y a las condiciones climáticas bajo las que se habían desarrollado las uvas. Pero las investigaciones vinieron a demostrar que los sabores de los vinos no sólo se deben a la calidad de las uvas, sino también a las levaduras que efectúan la fermentación. En la actualidad, en muchos países, incluso en México, es posible producir vinos de buena calidad por la introducción de cepas seleccionadas.

Las cepas de *S. cerevisiae* que fueron denominadas *S. cerevisiae* var. *ellipsoideus* son también utilizadas en la panificación, empleando la levadura prensada que queda después de la fermentación de los vinos, y asimismo pueden usarse en la alimentación del ganado. Con muy buenos rendimientos, se utilizan en la producción de glicerina, sobre todo si se adaptan, en este caso, a medios alcalinos.

Este último tipo de levadura ha sido encontrado en sustratos muy diversos, e interviene en la fermentación de distintas bebidas alcohólicas, incluyendo la de ciertas cervezas.

En nuestro país, los estudios acerca de las levaduras que intervienen en la fermentación de los vinos confirmaron la presencia de *S. cerevisiae* en su modalidad conocida como *S. cerevisiae* var. *ellipsoideus*; además registran otras especies, en particular *S. pastorianus* y *S. fragilis*.

Respecto a la elaboración de la sidra, hecha con jugo de manzanas, no se puede asegurar que sea elaborada utilizando cultivos puros de levadura. La fermentación se lleva a cabo en forma espontánea, con las levaduras que van en la superficie de las manzanas. De acuerdo con varios autores, parece ser que una de las levaduras que principalmente intervienen en el proceso es *S. cerevisiae*, pero también participan otras especies del mismo género, así como la levadura anascosporógena *Kloeckera apiculata*.

Muchas otras modalidades de *S. cerevisiae* son importantes en diversas industrias, en particular la que fue denominada *S. carlsbergensis*, muy usada en la elaboración de cerveza en Dinamarca (donde fue aislada en el Instituto Carlsberg), en Alemania y otros países. Se han encontrado varias especies de levaduras como contaminaciones, ocasionando olores y sabores desagradables a la cerveza, así como enturbiamiento y descomposición de la misma; entre ellas están *Saccharomyces pastorianus* (una de las más perjudiciales), *S. bayanus* y *S. willianus*, así como especies de otros géneros.

Varias especies de *Saccharomyces* y de otros géneros de levaduras se han encontrado en productos fermentados y bebidas alcohólicas típicas de cada país. En Rusia y Asia, por ejemplo: kefir, koumiss, kvass y koji o sustrato de arroz para la preparación del sake (este último en Japón).

En nuestro país se han estudiado las levaduras de una de las bebidas más típicas, el pulque; este, como se indicó, es elaborado con base en el sustrato denominado aguamiel extraído de ciertos magueyes (*Agave*). En la fermentación de este producto intervienen

numerosas bacterias y algunas levaduras. Entre estas se han encontrado especies de diversos géneros, siendo la especie más importante la que fue denominada *Saccharomyces carbajali*, ahora considerada como una modalidad de *S. cerevisiae*, que es la que efectúa esencialmente la fermentación alcohólica del aguamiel. En ciertos lugares de la República Mexicana, donde se elabora pulque, se utilizan en la elaboración de pan (pan de pulque) las levaduras y bacterias que quedan como residuos después de la fermentación de dicha bebida.

En otras bebidas alcohólicas de México, como el mezcal, el tequila, el sotol, el tesgüino, la charanda, el colonche y el comiteco, intervienen diversas levaduras, entre ellas *S. cerevisiae*, que se encuentra de manera natural sobre los sustratos con los que se elaboran las bebidas mencionadas.

De otros sustratos, como suelos, tejidos y órganos de animales y del hombre con micosis, jugos de frutos, superficie de los mismos, bulbos de ajo, néctar de flores, tepache, tibicos (colonias gelatinosas de levaduras y bacterias en simbiosis) y pozol (masa de maíz fermentada), se han hecho aislamientos y estudios sobre levaduras en México, encontrándose numerosas especies situadas en varios géneros, principalmente: *Pichia*, *Hanseniaspora*, *Endomycopsis*, *Hansenula*, *Debaryomyces* y con mucha frecuencia *Saccharomyces*, además en varios géneros de levaduras imperfectas.

Otros géneros de la familia Saccharomycetaceae son: *Hansenula*, *Pichia*, *Hanseniaspora*, *Kluyveromyces*, *Debaryomyces*, *Nadsonia*, *Saccharomycodes* y *Lipomyces*.

Hansenula y *Pichia* se parecen por tener ascas con ascosporas en forma de sombrero o del planeta Saturno, aunque en el primer género estas últimas pueden ser también esféricas o hemisféricas, y existe la capacidad de utilizar nitratos como única fuente de nitrógeno, en tanto que en el segundo género los nitratos no son asimilados. En alimentos, y especialmente en líquidos azucarados fermentados, son comunes *H. anomala*, *H. saturnus* y *P. membranaefaciens* (figs. 267-268). Con frecuencia, esta última especie se desarrolla junto con *Saccharomyces cerevisiae*.

Hanseniaspora (el estado sexual de *Kloeckera*) presenta ascosporas esféricas, en forma de sombrero o de Saturno, lisas o verrugosas. Es común en la superficie de frutos como las uvas y en la mosquita de la fruta (*Drosophila*). Las ascosporas son esféricas y verrugosas en *H. osmophila*; en forma de sombrero en *H. guilliermondii*; en forma de Saturno con un reborde ecuatorial o subecuatorial en *H. uvarum*.

Kluyveromyces forma ascosporas reniformes o crescentiformes (en forma de creciente lunar); a veces las forma también esféricas u ovales. Algunas especies, como *K. lactis*, se desarrollan en la leche y productos lácteos y son capaces de fermentar lactosa. Otra especie común en sustratos fermentados es *K. fragilis*. Diversas especies han sido aisladas del suelo, exudados de árboles y agua marina. *K. polysporus* y *K. africanus* forman ascas grandes multispóricas, lo cual es raro en las levaduras sacaromicetáceas que sólo producen de una a ocho, generalmente cuatro en cada asca.

Debaryomyces presenta ascosporas esféricas u ovales y verrugosas. La formación del asca se efectúa después de la conjugación de una yema con la célula madre (pedogamia). *D. hansenii* tiene gran tolerancia a la sal y puede asimilar nitritos y creatina; ha sido aislada de alimentos en salmuera. Otros sustratos en los que se desarrollan las especies de este género son: suelos, quesos, salchichas, tabaco en fermentación y exudados viscosos de vegetales.

Nadsonia forma ascosporas esféricas, verrugosas, de color moreno oscuro. Como en el género anterior, hay conjugación entre la célula madre y la yema, pero los dos núcleos provenientes de esta unión emigran a una segunda yema donde se efectúan la cariogamia y la meiosis, y generalmente se desarrolla una sola espora. La reproducción asexual es por gemación bipolar. *N. flavescens* y *N. elongata*, las dos únicas especies del género, han sido aisladas de exudados viscosos de vegetales.

Saccharomycodes tiene la particularidad de formar esporas esféricas con un reborde angosto, las cuales germinan y se conjugan por pares dentro del asca. La reproducción sexual es por gemación bipolar. *S. ludwigii*, la única especie del género, ha sido aislada del mosto de uva y del vino.

Lipomyces se caracteriza por la presencia de una gran gota de grasa en cada una de las células vegetativas y por la formación de brotes activos que pueden conjugarse o transformarse directamente en ascas. Las ascosporas son lisas, verrugosas o con rebordes. Las especies conocidas han sido aisladas del suelo, por ejemplo, *L. lipoferum* y *L. starkeyi*.

En la familia Spermophthoraceae se incluyen principalmente los géneros *Spermophthora*, *Eremothecium*, *Ashbya* y *Nematospora*. Estos comprenden especies de hongos miceliales levaduriformes (generalmente pueden formar levaduras que se reproducen por gemación, además del micelio), que viven como parásitas de plantas, principalmente del algodón, causando grandes pérdidas en la cosecha de este cultivo; además del algodón, pueden atacar frutos cítricos, tomates y avellanas. Las ascosporas son fusiformes o aciculiformes.

Aún hay discusión acerca de la posición taxonómica de estos hongos, pues no es seguro que las estructuras descritas como ascas en estos organismos sean homólogas a las que forman las levaduras típicas.

Spermophthora presenta micelios cenocíticos y septados. Hay formación de esporangios y de ascas, por lo que algunos autores consideran que los hongos de su familia están relacionados con los cigomicetes. El micelio cenocítico produce vesículas o esporangios fusiformes con esporas de la misma forma (aunque dichas estructuras también han sido interpretadas como gametangios y gametas). Estas esporas pueden germinar directamente originando otros micelios cenocíticos, o bien se unen por pares a través de tubos de conjugación en los que se efectúa la cariogamia. Del tubo de conjugación con el núcleo diploide se desarrolla un micelio septado diploide que da origen a sacos o ascas con ocho ascosporas, al parecer originadas después de una meiosis y que son, por tanto, ha-

Figura 262-264. Principales tipos de ciclos de vida en las levaduras (Hemiascomycetes).

262. Ciclo de vida de *Dipodascopsis uninucleatus*.

A. Hifas somáticas con células uninucleadas, haploides. **B.** Diferenciación de dos gametangios uninucleados, el femenino más grande que el masculino. **C.** Formación del cigoto diploide por medio de plasmogamia y cariogamia. **D.** Meiosis del núcleo cigótico para producir cuatro núcleos. **E.** Mitosis de los cuatro núcleos para formar ocho núcleos. **F-G.** Subsecuentes mitosis de los ocho núcleos para producir una multitud de núcleos dentro del asca en desarrollo, los cuales quedarán incorporados en las ascosporas del asca madura. **H.** Las ascosporas, una vez que son liberadas por un poro en la punta del asca, germinan y se desarrollan en las hifas somáticas.

263. Ciclo de vida de *Schizosaccharomyces octosporus*.

A-C. Fase de reproducción asexual, en la cual las células somáticas, haploides, se dividen repetidamente por fisión. **D-J.** Fase de reproducción sexual, en la que ciertos pares de células somáticas se comportan como gametangios, se fusionan y constituyen los cigotos, los cuales representan el único estado diploide del ciclo. El núcleo cigótico sufre meiosis y mitosis y la célula se transforma en un asca con ocho ascosporas haploides; estas, al quedar libres por disolución de la pared del asca, se comportan como células somáticas. A este tipo de ciclo se le conoce como haplobióntico porque la fase haploide es de mayor duración.

264. Ciclo de vida de *Saccharomyces cerevisiae*.

A-B. Fase de reproducción asexual, haploide, en la que las células somáticas se reproducen por gemación. **C-I.** Fase de reproducción sexual, en la cual se fusionan en pares las células somáticas compatibles y forman células somáticas diploides; estas también se reproducen por gemación formando seudomicelios o más células aisladas. Eventualmente, las células diploides sufren meiosis y se transforman en ascas, cada una de ellas con cuatro ascosporas. Cuando la pared del asca se disuelve, las ascosporas quedan libres y se comportan como células somáticas haploides. Como en este tipo de ciclo de vida hay varias generaciones de células haploides y de células diploides, es decir, con una haplofase y una diplofase de igual importancia, se le conoce como haplodiplobióntico.

Figuras 265-277. Hemiascomycetes - Euascomycetes.

265. Micelio y asca multisporada de *Dipodascopsis uninucleatus*, x 1000. **266.** Asca intercalar de *Nematospora gossypii* con ocho ascosporas fusiformes, x 2000. **267.** Células vegetativas, ascas bisporadas y paredes de ascas vacías (flecha) de *Pichia membranaefaciens* (estado sexual de *Candida valida*), x 1000. **268.** Ascas cilíndricas con ascosporas en forma de sombrero, y ascosporas libres, de *Pichia membranaefaciens*, x 1000. **269.** Células vegetativas y ascas tetrasporadas de *Saccharomyces cerevisiae*, x 1000. **270.** Ascas octosporadas, y células vegetativas dividiéndose por fisión, de *Schizosaccharomyces octosporus*, x 1000. **271.** Ascas multisporadas de *Taphrina ulmi* parasitando los tejidos de una hoja de ciruelo, x 625. **272.** Asca octosporada de *Gymnoascus reessii*, x 1000. **273.** Cleistotecio de *Monascus purpureus*, mostrando el peridio de una sola capa de células, x 500. **274-275.** Células de Hülle (componentes externos del peridio del cleistotecio) y ascosporas de *Emericella nidulans* (estado sexual de *Aspergillus nidulans*), x 500. **276.** Cleistotecios y micelio de *Eurotium rubrum* (estado sexual de *Aspergillus ruber*), x 60. **277.** Cleistotecio de *Eurotium* sp., en sección transversal, mostrando las ascas octosporadas en su interior, x 625.

Figura 278. Ciclo de vida de *Eurotium rubrum* (Euascomycetes).

A-D. Fase de reproducción asexual, haploide, en la cual las hifas somáticas desarrolladas en el sustrato producen conidióforos con cabezas conidiales. Los conidios desprendidos germinan y se desarrollan las hifas somáticas. Esta fase corresponde al estado de *Aspergillus*. **E-J.** Fase de reproducción sexual que involucra la formación de ascogonios y anteridios multinucleados, frecuentemente helicoidales. El anteridio y el ascogonio se enroscan uno con el otro, los núcleos del anteridio migran hacia el ascogonio y permanecen en pares sin fusionarse. A partir del ascogonio se desarrollan las hifas ascógenas dicariónticas, que se ramifican dentro del ascocarpo (cleistotecio) en desarrollo y dan origen a las ascas, cada una de ellas con cuatro a ocho ascosporas. Al disolverse la pared de las ascas, las ascosporas quedan sueltas dentro del cleistotecio, y al desintegrarse este quedan libres para poder germinar y dar lugar a las hifas somáticas.

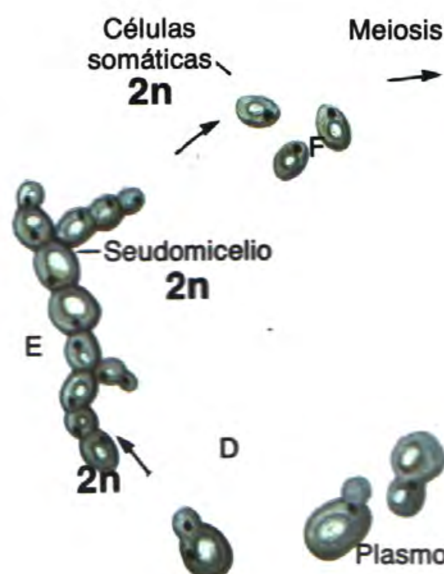
Figuras 279-288. Euascomycetes.

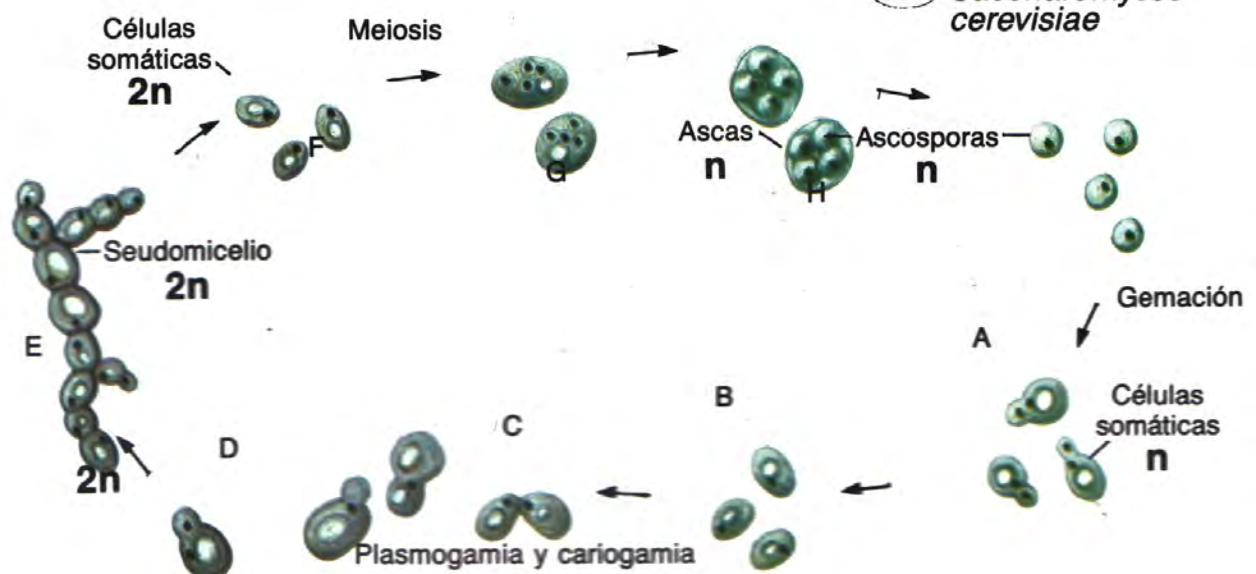
279. Ascosporas de Eurotium chevalieri (estado sexual de *Aspergillus chevalieri*), x 2000. **280.** Cleistotecios de *Talaromyces vermiculatus* (estado sexual de *Penicillium vermiculatum*), x 1000. **281.** Ascas, con ocho ascosporas cada una, de *T. vermiculatus*, x 2000. **282.** Cleistotecio de *Ceratocystis fimbriata*, x 100. **283.** Parte superior del cuello del mismo cleistotecio, con ascosporas en el canal ostiolar siendo expulsadas por el ostíolo, x 500. **284.** Peritecio de *Erysiphe graminis* en sección longitudinal, mostrando el peridio y las ascas jóvenes, x 500. **285.** Conidióforo de *Acrosporium* sp. (fase asexual de *Erysiphe*), con una cadena de conidios, x 100. **286.** Peritecio de *Microsphaera* sp., con las ascas asomando por la rotura del peridio, y con apéndices ramificados dicotómicamente, x 180. **287.** Peritecio de *Phyllactinia corylea*, con apéndices bulbosos en la base, x 160. **288.** Peritecio de *Uncinula macrospora*, con las ascas asomando por la rotura del peridio, y con apéndices uncinados, x 160.

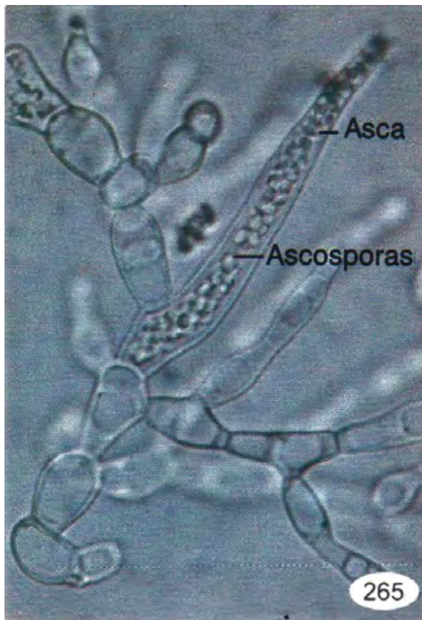
262 *Dipodascopsis uninucleatus*

Mitosis
E
Mitosis
Asca joven
n
F
Asca madura
n
D
Meiosis
Cigoto
2n
Plasmogamia y cariogamia
C
Ascosporas
n
H
Hifas somáticas
n
B
Gametangios
n
A

D
E
Cariogamia
C
Fisión
n
n
Plasmogamia
n + n
Cigoto 2n
F
Meiosis
B
Células somáticas
A
G
I
H
n
Ascosporas
263 *Schizosaccharomyces octosporus*
J
Asca n

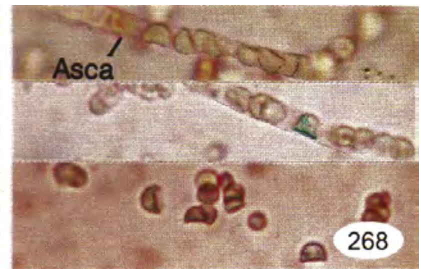


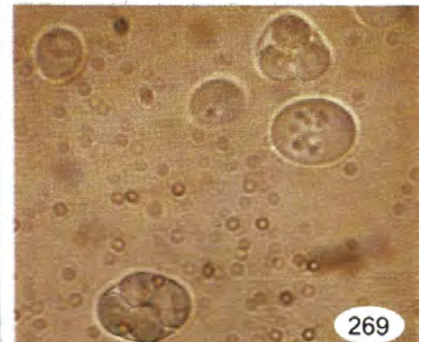


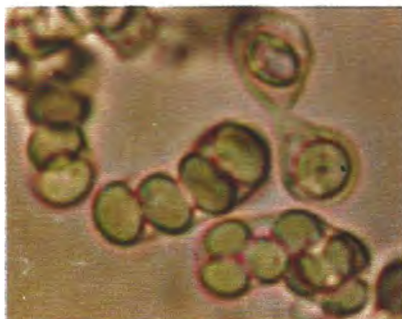

Asca
Ascosporas
265

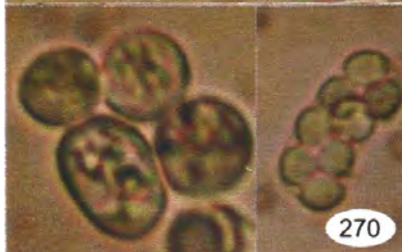

Asca
266

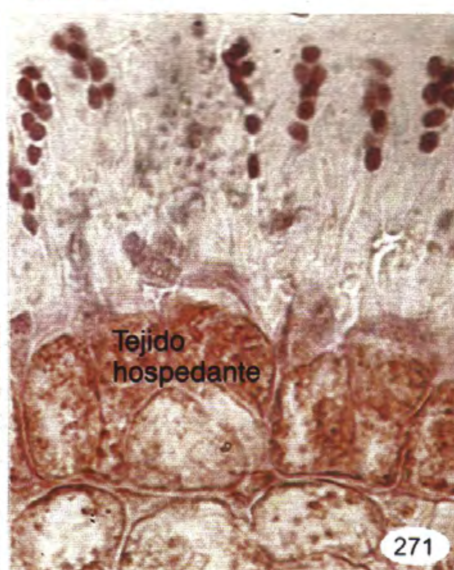

Asca
267


Asca
268

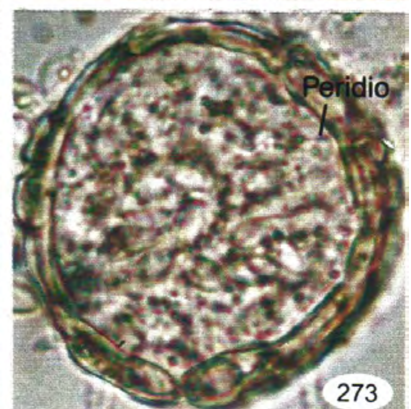

269

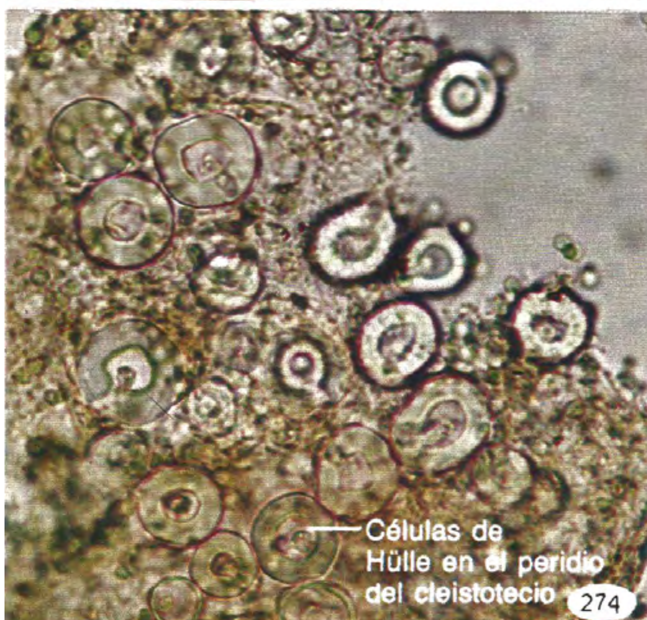


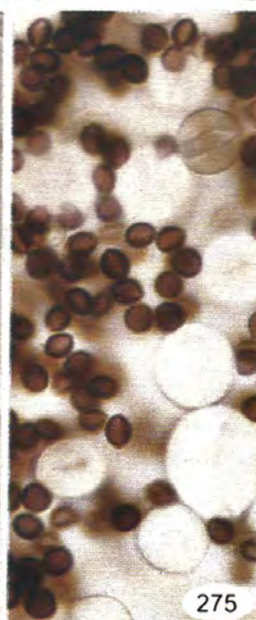

270

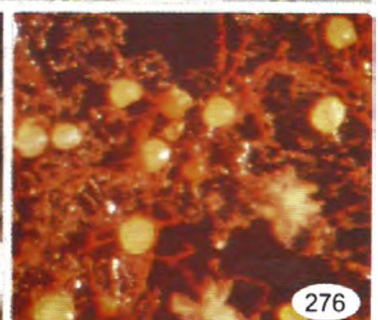

Tejido
hospedante
271

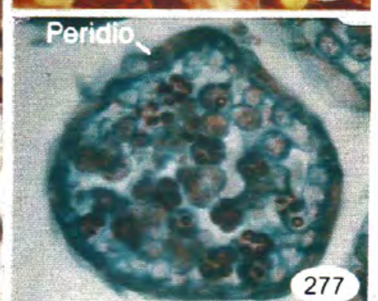

272

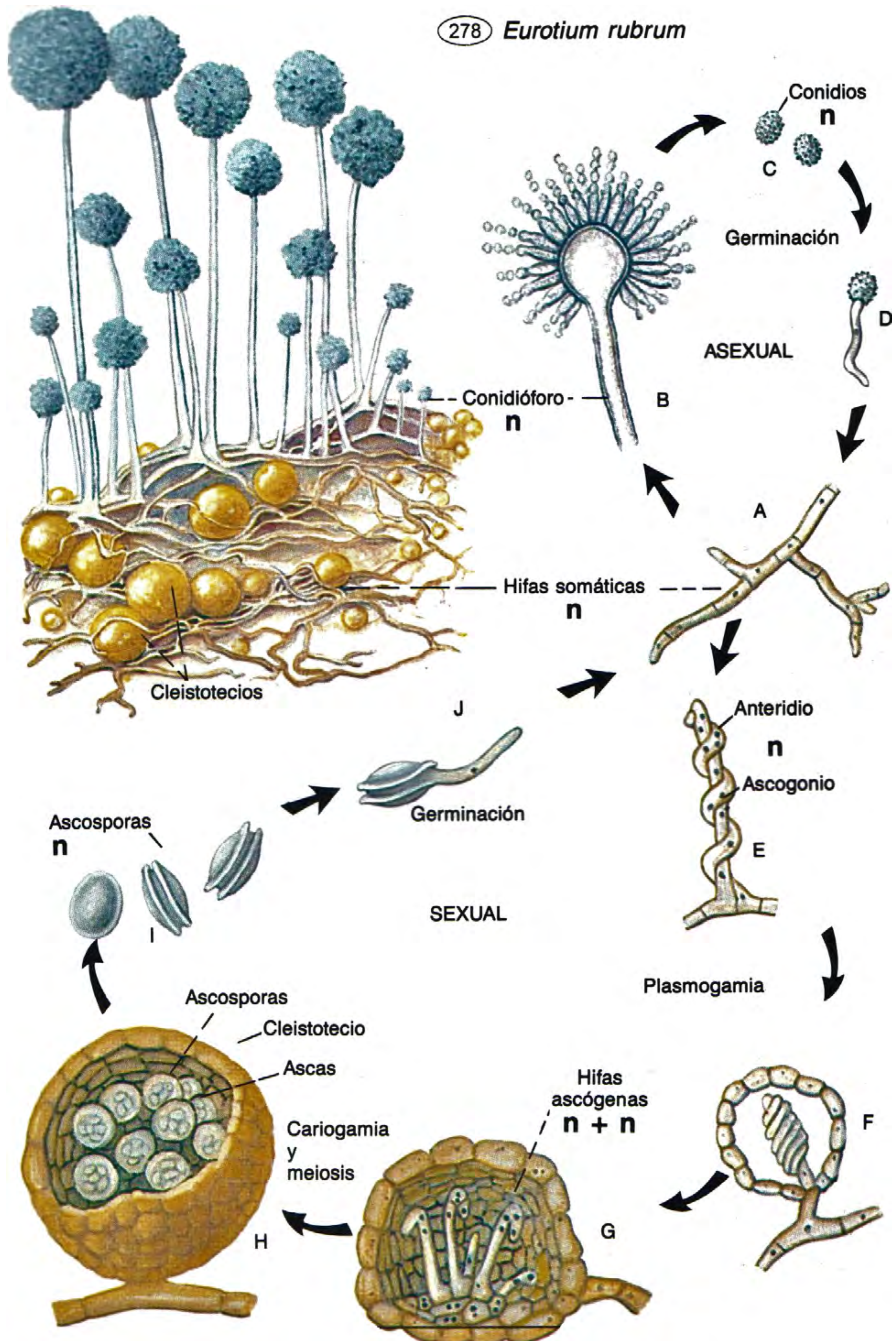

Peridio
273


Células de
Hülle en el peridio
del cleistotecio
274


275

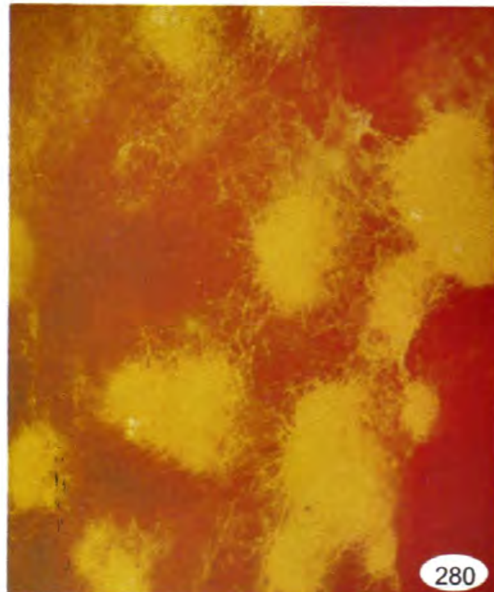

276


Peridio
277

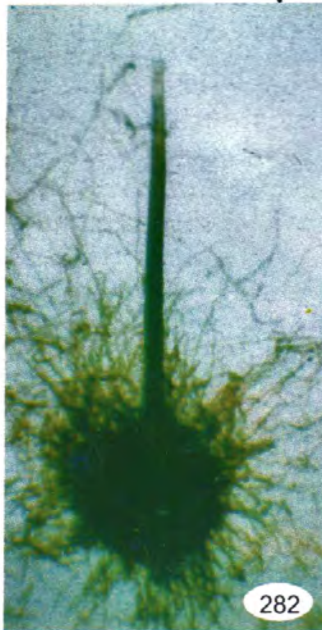


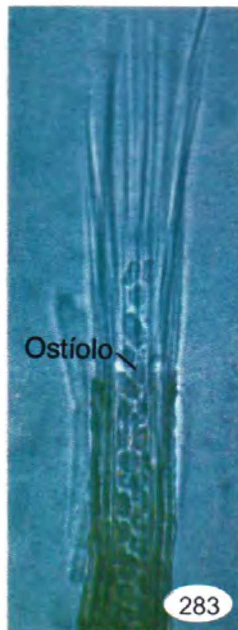
278 Eurotium rubrum
Conidios
n
C
Germinación
D
ASEXUAL
Conidióforo
n
B
A
Hifas somáticas
n
Cleistotecios
J
Anteridio
n
Ascogonio
Germinación
Ascosporas
n
E
I
SEXUAL
Plasmogamia
Ascosporas
Cleistotecio
Ascas
Hifas
ascógenas
n + n
Cariogamia
y
meiosis
F
G
H

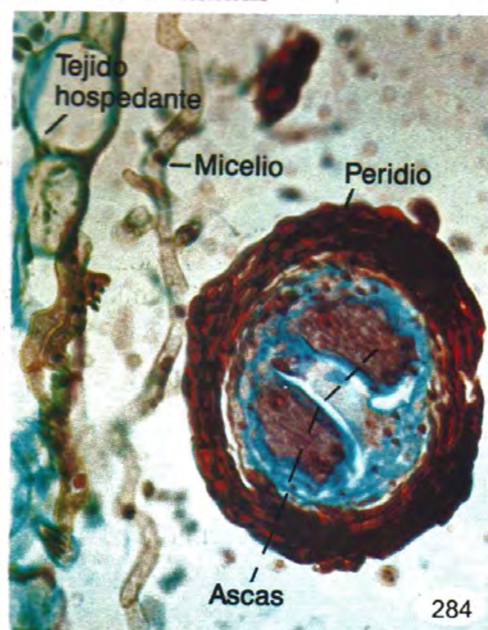

279

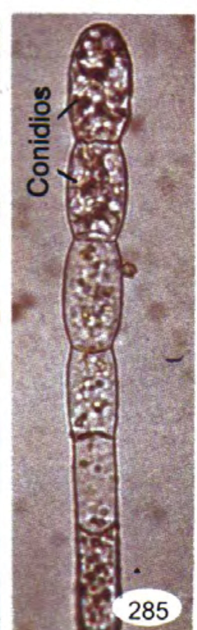

280

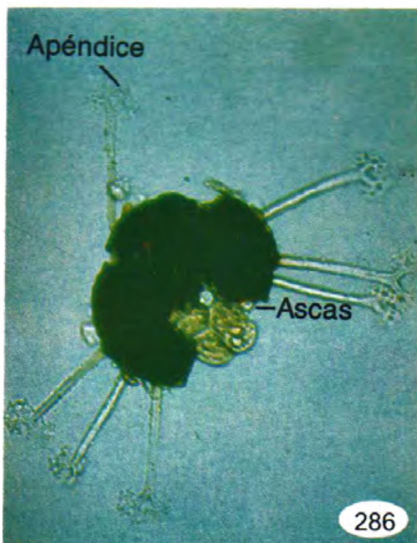

281

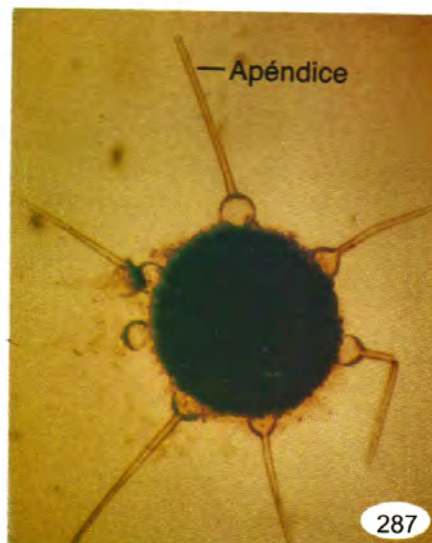

282


Ostíolo
283


Tejido hospedante
Micelio
Peridio
Ascas
284


Conidios
285


Apéndice
Ascas
286


Apéndice
287


Apéndices
Ascas
288

ploides. A veces, los esporangios fusiformes también pueden germinar directamente y formar un micelio diploide que produce ascas. Comprende una sola especie, *S. gossypii*.

En *Eremothecium* no se producen células con la forma de levaduras gemantes; por el contrario, estas células sí se forman en los géneros *Ashbya* y *Nematospora* (fig. 266). En el género *Ashbya* las ascas se producen sin que haya un proceso de previa conjugación. *E. ashbyi* y *Ashbya gossypii* son especies perjudiciales como parásitas del algodón (*Gossypium herbaceum*), aunque por otra parte son benéficas al hombre porque han sido utilizadas para la producción industrial de vitaminas B_2 (riboflavina) y B_{12} (cianocobalamina).

El género *Nematospora* ha sido clasificado por algunos autores en una familia propia (Nematosporaceae). *N. gossypii* (fig. 266) parasita al algodón. *N. phaseoli* es parásita del frijol de Lima (*Phaseolus lunatus*). *N. coryli* es considerada por algunos autores como la única especie del género (entonces las dos primeras especies quedarían fundidas con esta última); ataca diversas plantas, en particular avellanos (*Corylus avellana*) y algodón (capullos florales y cápsulas).

Los géneros *Metschnikowia* (=*Monosporella*) y *Coccidiascus*, también clasificados por varios autores en la familia Spermophthoraceae, difieren de los géneros anteriores fundamentalmente por incluir especies que no forman micelio, pues sólo se desarrollan como levaduras gemantes. A su vez, el primer género produce ascosporas en forma de aguja, en tanto que el segundo género aquí citado se caracteriza por sus ascosporas fusiformes o helicoidales.

Metschnikowia presenta ascas alargadas que contienen una o dos ascosporas aciculares. Algunas especies forman clamidosporas (en ocasiones estas especies son transferidas al género *Chlamydozyma*); en ellas se presenta el fenómeno de **protosexualidad**, que es un tipo de reproducción en el que se forman células haploides a partir de células diploides en cultivo sin que haya producción de ascosporas y, por otra parte, las clamidosporas pueden funcionar como ascas. Comprende especies homotálicas y heterotálicas, aisladas de aguas marinas, o bien saprobias o comensales en flores, nectarios y frutos, así como especies parásitas de protozoarios (coccidios) y artrópodos (crustáceos). *M. bicuspidata* fue encontrada por Metschnikoff (1884) como parásita en la cavidad general de pulgas de agua, crustáceos cladóceros microscópicos (*Daphnia magna*). Parece ser que en estos organismos este biólogo ruso realizó sus primeras observaciones sobre la fagocitosis, fenómeno que descubrió en dichos crustáceos y que después se demostró que podía generalizarse a otros organismos, incluyendo los animales superiores y el hombre. *M. unicuspidata* fue encontrada por Keilin (1920) parasitando una especie de coccidio (*Dasyhelea obscura*). *M. pulcherrima* ha sido aislada de flores y frutos, y *M. reukaufii* de néctar de flores. Estas dos últimas especies han sido correlacionadas con *Candida pulcherrima* y *C. reukaufii* como sus estados imperfectos, respectivamente.

Coccidiascus presenta células y ascas alargadas, estas últimas con aspecto de plátanos, cada una con ocho ascosporas fusiformes o helicoidales. Comprende una sola especie, *C. legeri*, parásita en el intestino de mosquitas del género *Drosophila* (*D. funebris*).

Cephaloascus (fam. Cephaloascaceae). Algunos autores colocan este género en la familia Endomycetaceae, pero la característica de formar un micelio septado, ramificado y constituido por células uninucleadas que se reproducen asexualmente por blastosporas y, sobre todo, la característica de desarrollar por gemación ascas con cuatro y a veces ocho ascosporas haploides en forma de sombrero, en el ápice de un ascóforo septado, erecto, diploide (porque proviene del cigoto), permiten considerar que dicho género debe ser clasificado en una familia aparte. Comprende una sola especie, *C. fragrans*, que crece en madera podrida.

Orden Taphrinales

Los hongos de este grupo son parásitos de plantas superiores, y producen deformaciones en los órganos y tejidos atacados. Su micelio está formado de hifas septadas y ramificadas, cuyas células son comúnmente binucleadas. La reproducción asexual se efectúa. como en las levaduras, por medio de brotes o yemas. Si se hacen cultivos en medios artificiales, sólo se originan células como en las levaduras, y el verdadero micelio se produce cuando el hongo está en su medio natural, o sea en la planta hospedante. Las ascas no se originan de una conjugación, sino de células especiales, llamadas células ascógenas o clamidosporas, que derivan del micelio.

Tomando como ejemplo el género *Taphrina*, para el estudio del ciclo vital de estos hongos, se sabe que cuando el parásito está en el hospedante, por ejemplo en las hojas del duraznero, tiene el aspecto de un micelio bien desarrollado, ramificado y septado, que se extiende entre las células del tejido. Las células son binucleadas, tienen dos núcleos haploides y, por lo mismo, son dicariocitos. Debajo de la cutícula, entre esta y la epidermis, el micelio forma una masa más compacta que después se desintegra en células llamadas células ascógenas, y también clamidosporas por la manera en que se forman. En cada una de estas células, los dos núcleos se fusionan y forman un solo núcleo diploide. La célula se alarga, el núcleo se divide en dos por mitosis y se forma un tabique que separa las dos células (cada una con un núcleo diploide): una basal que se apoya en las células epidérmicas, y otra superior que toca la cutícula. Esta última célula se transforma en asca, para lo cual se alarga y divide su núcleo tres veces sucesivas, la primera por meiosis, obteniéndose así ocho núcleos haploides, a expensas de los cuales se forman ocho ascosporas. Al crecer las ascas rompen la cutícula y quedan desnudas en el medio externo, formando una capa muy regular que semeja un himenio en la superficie de la epidermis. En algunas especies, las ascosporas antes de salir del asca se reproducen por gemación dando brotes o yemas llamados conidios o blastosporas, los que por el mismo procedimiento dan varias generaciones de conidios. Al romperse la pared del asca, los conidios

quedan libres y pueden efectuar nuevas infecciones. En otras especies las ascosporas se escapan del asca y, al quedar libres sobre la superficie de diversos medios o sobre las plantas hospedantes, se reproducen por conidios. Los conidios germinan en la superficie de la epidermis produciendo un tubo que penetra en los tejidos y constituye un micelio. Cuando los conidios germinan el núcleo se divide en dos y se forma un dicarion, que al dividirse sucesivamente va formando células binucleadas.

Entre las especies más importantes de los Taphrinales y del género *Taphrina* (=*Exoascus*) se hallan estas: *Taphrina deformans* (fam. Taphrinaceae), que es la especie más conocida, parasita los durazneros, almendros y chabacanos, en los que produce la enfermedad llamada abolladura o enrollamiento de las hojas, muy común en Europa y América. Las hojas atacadas presentan hinchamientos, abolladuras o ampollas aisladas o en grupos, de color amarillento al principio y después rojizo. Las hojas se arrugan o encrespan, se deforman y marchitan terminando por separarse y caer. Si las ramitas jóvenes y las flores son atacadas se deforman e hipertrofian y pueden ser destruidas. En casos muy raros, los frutos llegan a infectarse y también sufren deformaciones semejantes.

La infección se efectúa en primavera durante la foliación, siendo favorecida por las lluvias y cuando la temperatura es más bien baja. Los rocíos favorecen la germinación de los conidios en las hojas y, por lo mismo, la parasitosis; en cambio, un tiempo seco y caluroso no beneficia la infección. Como consecuencia de la caída de las hojas y la desecación de las ramas, las plantas se debilitan, muchos frutos verdes caen, y los que persisten quedan pequeños y maduran mal, por lo que se experimentan pérdidas considerables en la producción.

Para evitar la infección existen varios métodos, y uno de los más eficaces es el tratamiento con caldo bordelés, durante la primavera, cuando se inicia la foliación y comienzan a formarse las yemas florales. Es aconsejable quitar y destruir las ramas y hojas parasitadas.

T. pruni ocasiona en los ciruelos (*Prunus domestica*) la enfermedad llamada lepra, endrinos del ciruelo o ampollas de las ciruelas, parasitando especialmente las ramas y los frutos; estos se hinchan y en ellos se producen curiosas deformaciones que antiguamente se atribuían, en ciertas regiones de Europa, a causas sobrenaturales; incluso se llegó a llamar a estos frutos "ciruelas del diablo". Los frutos atacados se desprenden y caen al suelo en abundancia. Aunque la infección es común, rara vez produce daños de importancia.

T. cerasi parasita al cerezo (*Prunus cerasus*), en el que provoca la infección llamada escoba o escobajo de brujas del cerezo, pues se producen ramificaciones anormales, enmarañadas, insertas sobre ramas gruesas, que cuando están sin hojas semejan escobas. Las hojas atacadas se deforman, toman color rojo y caen.

T. kruckii ataca a ciertos encinos (*Quercus ilex*) en los que da lugar a la llamada escoba o escobajo de los encinos, enfermedad por la cual las ramas atacadas se dividen intensamente y las ramitas se encorvan con muchos repliegues. Las hojas también son atacadas.

Otras especies que en seguida se citan, así como el hospedante que atacan, son: *T. alnitorquis*, *T. ephylla* y *T. media*, a los alisos (*Alnus*); *T. ulmi*, a los olmos (*Ulmus*) y a los ciruelos (fig. 271); *T. bullata*, *T. betulae* y *T. turgida*, a los abedules (*Betula*), y *T. atkinsonia*, al capulín (*Prunus capuli*).

CLASE EUASCOMYCETES

Las ascas de los Euascomycetes son unitunicadas y producidas en algún tipo de cuerpo fructífero o ascocarpo. En la mayoría de las especies las ascas son persistentes, con un aparato apical distintivo, pero en algunas las ascas son evanescentes. El talo es un micelio bien desarrollado y septado. La pauta de desarrollo del ascocarpo es **ascohimenial**, es decir, el ascocarpo comienza como una hifa más o menos enrollada que después origina el sistema de hifas ascógenas y los tejidos del centro, que quedan finalmente envueltos por otras hifas para formar la pared del ascocarpo. La mayoría de los ascocarpos de los Euascomycetes son ostiolados. Estos hongos son de amplia distribución, aunque frecuentemente asociados con tejidos vegetales, ya sea como saprobios o como parásitos. Esta clase se subdivide según el tipo de ascocarpo producido. Se reconocen tres subclases: Plectomycetidae (con cleistotecios), Pyrenomycetidae (con peritecios) y Discomycetidae (con apotecios).

Subclase Plectomycetidae (plectomicetes)

Los ascocarpos son cleistotecios. Aunque estos presentan a veces un poro u ostíolo, generalmente permanecen cerrados durante mucho tiempo, aun en la madurez, debido a la persistencia de su pared o peridio. Este se presenta formado por hifas que, según el caso, constituyen un prosénquima o un seudoparénquima. Las ascas son esféricas o elípticas, están distribuidas en varios niveles o planos dentro del cleistotecio, es decir, no forman un himenio o capa fértil continua regular, y son evanescentes. Las ascosporas se liberan de la fructificación sólo cuando el peridio de esta se rompe o se desintegra, o bien a través del ostíolo. En la mayoría de los casos hay estados conidiales que casi siempre son predominantes, con relación a las fases sexuales, y que se desarrollan profusamente. Comprende numerosas especies cosmopolitas saprobias, que viven en muy diversos sustratos, y parásitas de plantas, de animales y del hombre.

Incluye tres órdenes: Ascosphaerales, Eurotiales y

Microascales.

Orden Ascosphaerales

Sólo comprende dos especies que se desarrollan en los colmenares, pertenecientes a una familia, Ascosphaeraceae, y a un género, *Ascosphaera* (= *Pericystis*). Este es un género de relaciones filogenéticas poco precisas y muchos autores lo clasifican dentro de los Hemiascomycetes, pero en la actualidad la mayoría de los micólogos lo coloca, como en el presente libro, con los Plectomycetidae, en un orden aparte de los Eurotiales, en el cual también ha sido tratado por otros autores.

El micelio es tabicado y forma ganchos (dos características de los Euascomycetes), a partir de los que se originan las ascas. Estas han sido descritas como octosporadas y están unidas en grupos esféricos (bolas de ascas) dentro de una estructura saculiforme, transparente, esferoidal, a veces llamada **esporociste** o **esporocisto**, y que se considera como un cleistotecio.

Los micelios son heterotálicos, de manera que unos son femeninos, con ascogonios, y otros masculinos. Estos últimos no forman órganos sexuales, de manera que la unión sexual se efectúa mediante la unión de hifas somáticas masculinas con las hifas receptivas o tricóginas de los ascogonios producidos por los talos compatibles o femeninos. Una vez que se efectúa la cariogamia se desarrolla un sistema ascógeno dentro del ascogonio fecundado (cigoto), el cual se hincha notoriamente y, entonces, recibe el nombre de **nutriociste** o **nutriocito** porque de él se nutre el mencionado sistema ascógeno. Poco después de formarse las ascosporas dentro de las ascas, la pared de estas se desintegra, pero las ascosporas permanecen en esferas compactas, varias dentro de cada cleistotecio. El desarrollo sexual se completa, por tanto, dentro del nutriociste (ascogonio fecundado) y las esporas quedan libres, al madurar la fructificación, por rompimiento de la pared de la misma.

Comprende sólo dos especies: *A. alvei*, que se desarrolla en el polen de las colmenas, y *A. apis*, que ataca a las larvas de abejas domésticas o abejas de la miel (*Apis mellifica*), ocasionándoles la llamada micosis pericística o pudrición yesosa.

Orden Eurotiales

Micelio bien desarrollado pero nunca llega a producir estromas; en él se desarrollan cleistotecios microscópicos o casi microscópicos, esféricos, totalmente cerrados, aunque en la familia Cephalothaceae (*Cephalotheca sulfurea*) se forman líneas de dehiscencia en la madurez.

Los cleistotecios generalmente están delimitados por un peridio seudoparenquimatoso, aunque a veces puede ser sencillo, de una a dos capas como en *Monascus* (fam. Monascaceae, fig. 273).

Las ascas son globosas o subglobosas, evanescentes y por lo común octosporadas. Las ascosporas son dextrinoides (mucosas), unicelulares, hialinas o pigmentadas, lisas u ornamentadas, sin poro germinal.

Los estados asexuales, cuando se presentan, forman artrosporas, aleuriosporas o fialosporas.

Incluye numerosas especies homotálicas y heterotálicas, muchas de ellas con gran versatilidad enzimática, lo que les permite desarrollarse en muy diversos sustratos y ambientes, incluyendo los de altas temperaturas como es el caso de *Thermoascus aurantiacus* (= *Dactylomyces thermophilus*, fam . Thermoascaceae). Algunas especies pueden prosperar en sustratos que no suelen utilizar la gran mayoría de seres vivos, incluyendo los microorganismos; así, el llamado hongo de la querosena, *Amorphotheca resinae* (fam. Amorphothecaceae), cuyo estado imperfecto es *Cladosporium resinae*, puede crecer en resinas vegetales y en sustancias germicidas derivadas del petróleo (creosota y querosena).

Comprende varias familias; las más importantes son Gymnoascaceae y Eurotiaceae. En la primera familia la pared del cleistotecio es una capa sencilla de hifas laxas, por lo que a la fructificación también se le llama **gimnotecio**; en la mayoría de los casos, dicha fructificación tiene apéndices característicos de los géneros y de las especies. Los estados imperfectos, cuando se conocen, nunca producen fialosporas, pero sí presentan artrosporas o aleuriosporas. En la segunda familia el peridio es una trama de hifas compactas o seudoparenquimatosas y los estados imperfectos generalmente forman fialosporas, y sólo excepcionalmente artrosporas o aleuriosporas.

Gymnoascus (fam. Gymnoascaceae). Presenta cleistotecios (gimnotecios) con apéndices mal definidos y con un peridio cuyas hifas carecen de articulaciones en los septos. Las puntas libres de las hifas periféricas son alargadas o espiniformes, con ramas laterales cortas. Ascas generalmente octosporadas. *G. reessii* (fig. 272) es una especie saprobia como los otros representantes del género.

Arthroderma y *Nannizzia* (fam. Gymnoascaceae). Corresponden a los estados perfectos de la mayoría de los dermatofitos (hifomicetes que ocasionan las tiñas o micosis superficiales de la piel de los animales superiores y del hombre), en los que se ha podido correlacionar la fase conidial con la fase de reproducción sexual. Actualmente hay la tendencia a considerar el segundo género como sinónimo del primero.

Arthroderma presenta, en la mayoría de sus especies, estados asexuales (conidiales) correspondientes al género *Trichophyton*, en tanto que todas las especies de *Nannizzia* tienen estados asexuales que corresponden al género *Microsporum*.

Los géneros de los estados conidiales ya fueron tratados en la subdivisión Deuteromycotina. La observación de dichos estados ayuda a la distinción entre *Arthroderma* y *Nannizzia*, pues estos dos géneros presentan cleistotecios muy semejantes. Ambos géneros comprenden especies homotálicas o heterotálicas; el peridio del cleistotecio está provisto de pocos apéndices en espiral y de hifas con las células cortas, de pared gruesa y espinosa en los extremos, los cuales están hinchados de manera simétrica o asimétrica. En *Nannizzia* la mayoría de los apéndices del peridio están dispuestos en espiral, pero hay algunos rectos o apenas enrollados, y las células de las hifas del peri-

dio son largas, sólo ligeramente hinchadas (simétricamente) en los extremos y ásperas de manera uniforme.

En ocasiones, un tipo de estado conidial corresponde a más de una especie en la fase perfecta. Así, *Microsporum gypseum* es la fase imperfecta tanto de *Nannizzia gypsea* como de *N. incurvata*.

Ajellomyces y *Emmonsiella* (fam. Gymnoascaceae). Son dos géneros importantes en micología médica porque sus especies ocasionan micosis profundas severas o mortales. Algunos autores los funden en un solo género (*Ajellomyces*).

A. dermatitidis es el causante de la blastomicosis norteamericana en el hombre. *E. capsulata* ocasiona la histoplasmosis. Sus estados asexuales, ya tratados en la subdivisión Deuteromycotina, son respectivamente *Blastomyces dermatitidis* e *Histoplasma capsulatum*.

A. dermatitidis es una especie heterotálica, dimórfica: se presenta como levadura (células aisladas gemantes) en su estado parasitario; y en su estado saprobio, en medios de cultivo, se desarrolla en forma micelial. Los cleistotecios son pardos, rojizos, con ascas globosas o subglobosas y octosporadas.

E. capsulata forma cleistotecios de color ante, cuyo peridio está constituido por hifas compactas y enrolladas. Las ascas son claviformes o piriformes, con ascosporas también piriformes.

Eurotium, *Neosartorya* (= *Sartorya*) y *Emericella* (fam. Eurotiaceae). Tienen como estados conidiales a diversas especies que han sido tratadas en el género *Aspergillus* (Deuteromycotina). Comprenden especies homotálicas o heterotálicas. Los órganos sexuales son anteridios y ascogonios multinucleados, helicoidales, que se forman en hifas somáticas y que se enrollan unos con otros, los masculinos con los femeninos. Las ascosporas presentan forma de polea o de yoyo, pues cada una de ellas está constituida por dos mitades con un surco circular entre ambas partes.

Eurotium. Presenta cleistotecios con el peridio liso, por lo común amarillo, compuesto por un seudoparénquima de células en una sola capa; sin células de Hülle (del alemán *Hülle*, envoltura, funda), que son células hialinas, globosas o a veces alargadas, que se originan de los ápices hinchados de las hifas del peridio, llamadas así por Eidam en 1883, y que sólo están presentes en las especies del género *Emericella* y en ciertas especies de *Aspergillus* (como *A. puniceus*) que no llegan a formar cleistotecios. Las ascas son globosas, ovoides o piriformes, generalmente octosporadas, evanescentes, y las ascosporas, que son hialinas, quedan dispersas en la cavidad del cleistotecio maduro. *E. chevalieri* es la fase perfecta de *Aspergillus chevalieri* y *E. rubrum* la de *A. ruber*. De esta última especie se ilustra el ciclo biológico (figs. 276-279).

Neosartorya (= *Sartorya*). Presenta cleistotecios partenogenéticos que se desarrollan exclusivamente a partir de ascogonios helicoidales. El peridio del cleistotecio, que es de color blanco o amarillento, está constituido por varias capas de hifas entretejidas que le dan un aspecto algodonoso. Las ascas son esferoidales, octosporadas y evanescentes. Las ascosporas son hialinas o amarillo-pálidas, con crestas ecuatoriales.

Algunos autores piensan que la fase sexual de *Aspergillus fumigatus* es *N. fumigata* (= *S. fumigata*), pero otros indican que esta especie no forma estado sexual o que aún es desconocido. No obstante, otro estado asexual (anamorfo) de *Aspergillus* (*A. fischeri*), del mismo grupo de *A. fumigatus*, y por tanto afín a esta última especie, sí forma el estado sexual (teleomorfo) correspondiente a *Neosartorya*. Este es *N. fischeri*, especie termotolerante aislada de diversos tipos de suelos, tanto cultivados como no cultivados, por ejemplo de bosques.

Emericella. Presenta cleistotecios de color oscuro con el peridio constituido por varias capas de hifas gruesas y compactas que pueden observarse como células poligonales aplanadas (seudoparénquima), y además por células de Hülle. Estas células son estructuras especializadas, diferentes a las del micelio común, que tienen paredes gruesas y muestran diversos aspectos: generalmente son globosas, elípticas, vesiculares o en forma de herradura. Dangeard indicó que estas células son clamidosporas, pero no indicó su función; otros autores piensan que son clamidosporas que no llegan a desarrollarse, aunque se ha observado que ocasionalmente dichas células pueden germinar y dar origen a un nuevo micelio como si fueran esporas. Las ascas se forman en distintos niveles del cleistotecio; cada una contiene ocho ascosporas de color rojo a violeta, a menudo con ornamentaciones muy atractivas. Un ejemplo muy estudiado es *E. nidulans* (= *Aspergillus nidulans*) (figs. 274-275), debido a que en esta especie se ha descrito con detalle el fenómeno de parasexualidad.

Talaromyces y *Eupenicillium* (fam. Eurotiaceae). Tienen como estados conidiales a diversas especies de *Penicillium*. Los cleistotecios se forman de manera semejante a la indicada para los tres géneros anteriores, a partir de ascogonios y anteridios, o bien partenogenéticamente sólo gracias a los ascogonios. Las ascas son globosas o subglobosas, octosporadas, de pared evanescente.

Talaromyces. Presenta cleistotecios de crecimiento indeterminado, es decir, que pueden seguir creciendo después que las ascosporas comienzan a madurar. El peridio está constituido por hifas entretejidas de manera laxa. En algunas especies las ascas se producen en ganchos formados en hifas ascógenas; en otras especies las ascas se originan en cortas cadenas directamente de dichas hifas. Las ascosporas son hialinas. *T. flavus* (= *T. vermiculatus*), cuya fase asexual corresponde a *Penicillium vermiculatum*, forma cleistotecios de color amarillo y ascas octosporadas (figs. 280-281). *T. emersonii* y *T. thermophilus* son especies termófilas; la última puede presentar estados imperfectos de *Penicillium* o de *Paecilomyces*.

Eupenicillium (= *Carpenteles*). Presenta cleistotecios de crecimiento determinado, o sea, alcanzan un tamaño definitivo una vez que las ascosporas empiezan a madurar. El peridio es grueso, seudoparenquimatoso. Se origina una asca en el extremo de cada una de las ramas cortas de las hifas ascógenas. *E. javanicum* y *E. brefeldianum* (= *P. javanicum* y *P. brefeldianum*, respectivamente) se desarrollan en diversos tipos de suelos; la primera especie, de preferencia en suelos de

pastizales y de estepa, así como en bosques de zonas templadas; la segunda, en suelos tropicales y subtropicales; ambas especies han sido aisladas de suelos cultivados y no cultivados.

Orden Microascales

Los representantes de este orden forman ascocarpos (cleistotecios) que en la mayoría de los casos se abren en la madurez por medio de un orificio u ostíolo, de manera que semejan peritecios. Las ascas generalmente son octosporadas, delicuescentes, y se originan en diferentes niveles del ascocarpo, de manera que las ascosporas quedan dispersas dentro de la fructificación y, en la madurez, casi siempre son expulsadas a través del ostíolo en un cirro mucilaginoso. Incluye especies saprobias que se desarrollan en el suelo y en la madera, y algunas especies patógenas de plantas. Comprende dos familias: Microascaceae y Ophiostomataceae. En la primera familia los cleistotecios son pilosos, con ostíolo o sin él, las ascas no se forman en ganchos, y las ascosporas son unicelulares, oscuras, dextrinoides (mucosas) antes de madurar, y presentan uno o dos poros germinativos; un ejemplo de esta familia es *Microascus longirostris*, especie terrestre que forma cleistotecios ostiolados y ascosporas amarillentas, a veces encorvadas. La segunda familia se caracteriza por sus cleistotecios globosos, con cuellos muy largos, ostiolados, filamentosos o lacerados en el ápice; las ascas se gelatinizan en la madurez o antes de esta y las ascosporas varían de globosas y ovoides a alargadas y en forma de creciente lunar o de sombrero; se pueden presentar varios tipos de estados conidiales, con frecuencia se forman sinemas y puede suceder que en una misma especie se originen dos tipos diferentes de estados conidiales. El género más común de esta última familia, que además tiene importancia económica, es *Ceratocystis*.

Ceratocystis. Las fructificaciones de origen sexual (cleistotecios) son de color oscuro y las ascosporas son muy pequeñas. Los cleistotecios están parcialmente sumergidos en el sustrato y presentan un cuello ostiolar muy largo. Las ascas son esferoidales, pequeñas, y las ascosporas hialinas, unicelulares. Varias especies están asociadas con escarabajos (escolítidos) de la corteza de árboles y que se alimentan del micelio de dichos hongos (hongos de ambrosía).

C. ulmi ocasiona la enfermedad del olmo holandés (*Ulmus*). En este caso, el hongo está asociado con escarabajos que forman galerías en la madera de este árbol facilitando la entrada del hongo al hospedante. Produce el exterminio de los bosques de olmos en muchas regiones de Europa y Estados Unidos. En su estado conidial desarrolla sinemas negros en forma de plumero con conidiosporas incoloras sobre conidióforos largos (correspondiente a *Graphium ulmi*), aunque también produce cadenas de conidios sobre conidióforos aislados, cortos; este último estado conidial ha sido denominado *Cephalosporium*. Recientemente, ambos estados conidiales han sido asignados también al género *Pesotum*.

C. pilifera, *C. minor* y otras especies deterioran la madera, en la que ocasionan la llamada mancha azul, debido a que producen un pigmento del mismo color.

C. fimbriata (fig. 282). Ocasiona en el camote la enfermedad denominada pudrición negra. En el estado sexual o ascógeno presenta cleistotecios con un cuello ostiolar largo y fimbriado en el ápice, a través del cual expulsa las ascosporas; estas tienen forma de sombrero y salen embebidas en mucílago. El estado asexual produce fiálides con endoconidios hialinos dispuestos en cadenas, los cuales son de dos tipos: cilíndricos y doliformes (en forma de barril).

C. fagacearum. Parasita los encinos en Norteamérica, en los que produce marchitamiento. Es una especie heterotálica que forma un micelio abundante, en el que se desarrollan ascocarpos provistos de un cuello largo, y que producen ascas octosporadas de pared delgada. Las ascosporas salen por el ostíolo de la fructificación en una gota de líquido viscoso. Forma conidióforos en cuyos extremos se producen cadenas de conidios rectangulares. Estos conidios pueden germinar directamente o actuar como espermacios que fecundan a los ascogonios, después de unirse a las ramas de las hifas tricóginas de dichos órganos femeninos.

Subclase Pyrenomycetidae (pirenomicetes)

En la mayoría de los pirenomicetes las ascas nacen en una capa himenial o fascículo dentro de un ascocarpo ostiolado, en forma de botella (el peritecio), aunque algunas especies forman una sola asca por ascocarpo y este es completamente cerrado (un cleistotecio o **cleistocarpo**). Los tejidos internos del ascocarpo comprenden el **centro** (*centrum*), y en las especies ostioladas el ostíolo se encuentra forrado con perífisis delgadas. La constitución de los tejidos del centro es variada y en la taxonomía moderna constituye la base para distinguir los órdenes de pirenomicetes. Las ascas de estos hongos son unitunicadas, típicamente claviformes o cilíndricas y, aunque varían de forma según el grupo, generalmente contienen ocho ascosporas cada una. En la mayoría de los géneros las ascas son persistentes y presentan un aparato apical característico a través del cual las ascosporas son disparadas violentamente.

El ascocarpo puede estar o no embebido en un estroma, pero en ambos casos presenta pared propia (peridio).

De acuerdo con Luttrell (1951) en los pirenomicetes existen cuatro tipos de centros: el de *Phyllactinia* (Erysiphales), el de *Xylaria* (Xylariales), el de *Diaporthe* (Diaporthales) y el de *Nectria* (Hypocreales).

El tipo de centro de *Phyllactinia*, que se presenta en los miembros de los órdenes Erysiphales y Meliolales, se caracteriza por tener una masa de células seudoparenquimatosas que llena el peritecio joven, y porque dicha masa se va desintegrando a medida que se desarrollan las ascas en el centro del ascocarpo maduro.

En el tipo de centro representado por *Xylaria*, y que se encuentra en los Xylariales y Clavicipitales, el ascogonio del que se forman las hifas ascógenas se desarrolla ya sea libremente a partir del micelio o a partir de hifas somáticas dentro de un estroma. De las

células que constituyen el pedicelo ascogonial o de las hifas subyacentes crecen hifas que forman la pared del ascocarpo, la cual es independiente de las células del estroma, cuando este se presenta, que no se originan del ascogonio. De las partes basal y laterales de la pared del ascocarpo se desarrollan paráfisis, las que al crecer centrípetamente ejercen una presión que se supone funciona en la expansión del ascocarpo, creando una cavidad central. El crecimiento hacia el ápice de las paráfisis en la región superior del ascocarpo origina un ostíolo. Las ascas, que son claviformes o cilíndricas, crecen desde el ascogonio, el que entonces se encuentra ya dentro del ascocarpo, en su base, y se disponen entremezcladas con las paráfisis; una vez maduras producen las esporas en su interior. Las paráfisis pueden persistir hasta que las ascosporas son expulsadas del peritecio, o pueden gelatinizarse en una etapa temprana del desarrollo, quedando sin paráfisis el ascocarpo maduro.

El centro tipo *Diaporthe*, que se presenta sólo en el orden Diaporthales, difiere del de *Xylaria* en que al principio es seudoparenquimatoso, pero es parcial o totalmente destruido a medida que se van desarrollando y extendiendo las ascas a través de él. Las ascas pueden ser evanescentes al madurar, presentar pedicelo corto y gelatinizarse en algunas familias, o pueden permanecer intactas y expulsar sus esporas fuertemente. El ápice ascal se encuentra engrosado de diversas maneras, con un canal central a través del cual son expulsadas las esporas desde las ascas persistentes. Con frecuencia, el asca completa es expulsada del ascocarpo a través del ostíolo. Las ascas evanescentes no presentan ninguna estructura apical reconocible.

El centro tipo *Nectria*, que se desarrolla sólo en el orden Hypocreales, es el más recientemente reconocido y se caracteriza por tener paráfisis apicales que se originan de la capa interna del peridio, en el ápice del peritecio, justo por debajo de las perífisis; crecen hacia abajo formando una capa en empalizada, y al final del desarrollo, se desintegran mientras las ascas van creciendo hacia arriba entre ellas.

Los pirenomicetes se encuentran en una gran variedad de hábitat; pero son especialmente comunes sobre madera muerta, tallos de plantas herbáceas y suelo. Muchas especies son patógenas de importantes cultivos.

La subclase Pyrenomycetidae comprende ocho órdenes bien establecidos: Erysiphales, Meliolales, Chaetomiales, Melanosporales, Xylariales (= Sphaeriales), Diaporthales, Hypocreales y Clavicipitales, y dos órdenes de afinidad incierta: Coryneliales y Coronophorales.

Orden Erysiphales

Las especies del orden Erysiphales presentan ascocarpos completamente cerrados (peritecios cleistotecioides), con un anillo de apéndices característicos alrededor de la base o cerca de la zona ecuatorial. Todas las especies son parásitas obligadas de plantas superiores, formando un micelio hialino, septado y ramificado sobre la superficie del hospedante. Algunas especies desarrollan apresorios (fig. 8) para penetrar la cutícula y la epidermis de la planta hospedante y establecer la infección; toman las sustancias nutritivas a través de la pared de las hifas vegetativas, o por medio de haustorios (figs. 9-10) que penetran en las células epidérmicas de tallos, hojas y yemas. Generalmente, los haustorios son en forma de perilla o digitiformes (estos últimos sólo en *Erysiphe graminis*). Algunas especies viven como saprobias sobre secreciones azucaradas de plantas.

Los Erysiphales comprenden de 100 a 125 especies en siete géneros, clasificados en una sola familia, la Erysiphaceae; causan un grupo de enfermedades de plantas conocidas comúnmente como mildiús pulverulentos, cenicillas o mal blanco, nombres que se deben a la presencia de enormes cantidades de conidios producidos sobre la superficie del hospedante, y que aparecen a simple vista como una cubierta blanca y pulverulenta.

Estos hongos están ampliamente distribuidos por todas las zonas templadas y tropicales, aunque en las especies tropicales se presenta sólo su estado conidial.

Los mildiús pulverulentos han sido registrados como parásitos de más de 7 100 especies de angiospermas hospedantes. Una sola especie, *E. graminis*, ataca a las gramíneas.

Algunas especies, como *Erysiphe polygoni*, son casi omnívoras pues son capaces de atacar un gran número de especies de plantas hospedantes, mientras que otros erisifáceos sólo pueden parasitar una especie de planta, como es el caso de *Podosphaera leucotricha*, que ataca solamente el manzano; otras especies de mildiús pulverulentos son aún más específicas en su parasitismo, como *Sphaerotheca phytophtophila*, que ataca tan sólo las agallas producidas por un ácaro en la planta de la especie *Celtis occidentalis*, una ulmácea. Se ha demostrado que ciertas especies de mildiús pulverulentos tienen diversas razas fisiológicas, cada una con una gama limitada de hospedantes.

La diseminación de los mildiús pulverulentos es favorecida por condiciones climáticas secas, ya que los conidios son fácilmente dispersados por corrientes de aire. El alto contenido de agua de los conidios les permite germinar sobre sus hospedantes aun cuando la humedad ambiental se encuentre muy baja, incluso a valores de cero o cercanos a él.

Varias de las enfermedades causadas por erisifáceos se encuentran entre las más destructivas que se conocen, aunque otras parecen ocasionar pocos daños. *Uncinula necator* causa el mildiú pulverulento de la vid, que en condiciones ambientales adecuadas para el hongo puede ocasionar grandes estragos en los cultivos de esta planta. Otras especies, como *Microsphaera alni*, el mildiú pulverulento de las lilas, entre otras, parecen causar daños leves o ningún daño a los arbustos.

El micelio de los erisifáceos es completamente superficial, excepto en *Leveillula taurica* y en *Phyllactinia corylea*. En *L. táurica*, un parásito de varias plantas de la región del Mediterráneo, las hifas penetran en las hojas a través de los estomas y se ramifican por entre el mesófilo. En *Ph. corylea*, un parásito cosmopolita

que puede atacar más de 100 especies de hospedantes, la mayor parte del micelio vegetativo es superficial y sin haustorios, aunque ciertas ramas hifales entran por los estomas y envían haustorios dentro de las células del mesófilo.

Aun cuando los erisifáceos no han podido ser cultivados en medios artificiales, con *Erysiphe cichoracearum* se ha logrado obtener cierto desarrollo micelial sobre cultivos de tejidos tumorales, de epidermis y de mesófilo.

La reproducción asexual se realiza por medio de abundantes conidios producidos en conidióforos erectos, simples y hialinos, que en grandes cantidades se desarrollan sobre la superficie del hospedante (muchos de ellos emergen de los estomas) pocos días después de que el hongo ha logrado la infección. Cada conidióforo presenta en su ápice una célula generativa que produce conidios en sucesión basípeta, y que, según las especies, pueden permanecer unidos en una cadenita o cada conidio se va desprendiendo a medida que se va formando. Los conidios son unicelulares y hialinos, y varían en forma de ovales a angulares dependiendo de las especies. En *Erysiphe* son catenulados (en algunas especies maduran varios conidios por día, y en otras sólo uno), ovalados o cilíndricos con los extremos redondeados y corresponden al género *Acrosporium* (fig. 285); *Oidiopsis* es reconocido como el estado conidial de *Leveillula*, mientras que el estado conidial de *Phyllactinia* pertenece al género *Ovulariopsis*, en el que madura un solo conidio angular por día. Los tres géneros correspondientes a los estados conidiales pertenecen a los Moniliales. Generalmente el estado conidial ocurre tempranamente en la época de crecimiento de las plantas, mientras que el estado ascógeno aparece más tarde. Actualmente es difícil lograr una identificación exacta de las especies de erisifáceos basándose únicamente en las características de los estados conidiales.

La reproducción sexual es por medio de anteridios y ascogonios. Los ascocarpos jóvenes son globosos y amarillos pero al madurar se tornan algo aplanados en vista lateral y de color café oscuro a negro. La pared del ascocarpo está compuesta de células seudoparenquimatosas de pared gruesa. Las ascas se pueden producir individualmente, es decir, una sola asca por ascocarpo, o en una capa, generalmente sin paráfisis; cuando jóvenes están rodeadas por un estrato de tejido seudoparenquimatoso con células de pared delgada. Las ascas son de clavadas a anchamente ovales, con su ápice engrosado; dependiendo de las especies, cada asca puede contener de dos a ocho ascosporas unicelulares, hialinas y ovales, que quedan en libertad por el rompimiento de las ascas maduras.

Uno de los géneros más importantes de la familia Erysiphaceae es *Erysiphe*, con varias especies cosmopolitas que parasitan numerosas plantas fanerógamas silvestres y cultivadas pertenecientes a muchas familias: gramíneas (especialmente cereales), leguminosas, cucurbitáceas, poligonáceas, solanáceas, compuestas y crucíferas, entre otras. Los ascocarpos son globosos, oscuros, apenas notorios a simple vista, y están rodeados de numerosos apéndices alargados, micelioides, unicelulares y sencillos, que se forman a expensas de las células externas del peridio. Los ascocarpos quedan sobre el hospedante o se desprenden y caen al suelo donde resisten el invierno; con las lluvias de la primavera siguiente se rompe el peridio, así como la pared de las ascas para dejar libres a las ascosporas; si estas caen en un hospedante adecuado germinan de manera semejante a los conidios y establecen nuevas infecciones. En algunas especies las ascas maduran tempranamente en la estación de crecimiento del hospedante, pero en muchas no maduran hasta la primavera siguiente, después de un período de hibernación, sobre las partes muertas del hospedante. En plantas perennes, el micelio puede hibernar en los tallitos invadidos. Por otra parte, los conidios son de corta vida.

Entre las especies importantes y más conocidas de *Erysiphe* están las siguientes:

E. graminis (figs. 284-285) ataca cereales, diversos pastos y muchas gramíneas silvestres. Desde el punto de vista económico es importante la infección de la cebada. La parasitosis está distribuida por todos los lugares húmedos y semihúmedos del mundo, y es especialmente activa en la primavera, durante el período de crecimiento de las plantas, y en el otoño cuando se desarrollan los granos. Las lluvias persistentes, el tiempo nublado, los cultivos muy espesos, la escasa iluminación de las hojas más bajas y una humedad elevada debajo de las plantas son las mejores condiciones para la propagación de la enfermedad. El hongo se desarrolla en la epidermis de las hojas, en las vainas de las mismas y en las brácteas florales. El micelio forma manchas blanquizcas o grisáceas que después se tornan oscuras y pulverulentas; más tarde aparecen los ascocarpos negruzcos. Los órganos atacados se arrugan, sufren clorosis y se secan. Aun cuando existen compuestos fungicidas para controlar este hongo no se utilizan extensamente porque resultan antieconómicos; los rociamientos con sulfuro de potasio al 1% en agua, o el sulfato de cobre al 1% en agua, son muy efectivos pero se usan sólo en pequeños campos experimentales. El mejor método de control es cultivar variedades resistentes al parásito. Como medida preventiva, da buenos resultados sembrar los cereales en cultivos que no sean muy densos, para que las plantas estén bien iluminadas, el aire circule bien entre ellas y se evite así la acumulación de humedad.

E. polygoni puede parasitar plantas de muchas familias; es frecuente en poligonáceas (*Polygonum*), ranunculáceas, geraniáceas, leguminosas (sobre todo en especies de los géneros *Pisum*, *Trifolium*, *Medicago*, *Lupinus*, etc.) y solanáceas (*Lycopersicum*), entre muchas otras. Los síntomas y las medidas de control de la enfermedad son semejantes a los anotados arriba.

E. cichoracearum es muy común en diversas especies de cucurbitáceas (*Cucurbita*, *Cucumis*, etc.), compuestas (*Cichorium*, *Taraxacum*, *Hieracium*, etc.), solanáceas (*Nicotiana tabacum*), crucíferas (*Brassica*, sobre todo *B. oleracea*, la col) y lináceas (especialmente el lino, *Linum*). En el melón la enfermedad se combate con aplicaciones repetidas de azufre en polvo, desde que comienzan a crecer las plantitas.

Otras especies de *Erysiphe*, como *E. taurica* y *E. galeopsis*, tienen poco interés práctico debido a que parasitan plantas de menor importancia económica, como la ruda (*Ruta*), el cardo (*Cynara*) y diversas labiadas, compuestas y asclepiadáceas, entre otras.

Los ascocarpos maduros de la mayoría de las especies de Erysiphaceae están provistos de apéndices que varían considerablemente en longitud y en otros caracteres que, junto con el número de ascas que se desarrollan en el peritecio, constituyen la base para separar los géneros. *Sphaerotheca* y *Podosphaera* tienen una sola asca por ascocarpo, mientras que *Erysiphe*, *Leveillula*, *Microsphaera*, *Uncinula*, *Phyllactinia* y *Pleochaeta* presentan varias ascas por ascocarpo.

Los apéndices periteciales son de cuatro tipos generales: *a)* micelioides, semejantes a hifas somáticas por ser fláccidos, largos y simples, como en *Erysiphe*, *Sphaerotheca* y *Leveillula*; *b)* rígido y con las puntas ramificadas dicatómicamente, como en *Microsphaera* (fig. 286) y *Podosphaera*; *c)* rígidos, de punta aguda y base bulbosa, como en *Phyllactinia* (fig. 287), y *d)* rígidos y con las puntas curvadas o uncinadas, como en *Uncinula* (fig. 288) y *Pleochaeta*.

Los apéndices probablemente funcionan en la fijación de los ascocarpos sobre la superficie de las hojas, particularmente en las que están provistas de tricomas, entre los que se enredan dichos apéndices. En el género *Phyllactinia*, además de los apéndices ecuatoriales, bulbosos y puntiagudos, se presenta una corona de apéndices apicales cortos, ramificados, mucilaginosos o gelatinosos (con la apariencia general de hidrozoarios), cuya función es todavía desconocida. No obstante, los apéndices ecuatoriales de este género se doblan hacia abajo y levantan el ascocarpo dejando un hueco entre este y la superficie de la hoja; probablemente este mecanismo representa una cierta ventaja para la diseminación de las ascas y ascosporas.

Algunos ejemplos importantes de estos otros géneros de erisifáceos son los siguientes:

S. pannosa es bastante común y perjudicial en rosales y durazneros, especialmente en variedades finas y delicadas; afecta hojas, ramas, brotes, flores y frutos. La infección se combate con polvos de azufre y con soluciones de sulfuro de calcio o de sulfato de cobre. Es aconsejable cortar y quemar los órganos atacados.

S. humuli causa el mildiú pulverulento del lúpulo, de la calabaza, del fresal y de otras plantas diversas, como el melón y el pepino. Los daños que ocasiona en los cultivos de lúpulo afectan la industria cervecera. Son eficaces los tratamientos con soluciones acuosas de sulfuro de potasio al 0.5%, o con una mezcla de carbonato de cobre (28 g) y carbonato de amonio (142 g) en 73 litros de agua.

S. morsuvae parasita la planta llamada uva espinosa o crespa, que es una variedad del grosellero (*Ribes*).

M. quercina es un parásito común del encino y del castaño; se combate con azufre en polvo y polisulfuros alcalinos (3-4%), aunque esto se puede utilizar solamente en plantas jóvenes de viveros, pues es prácticamente inaplicable en los grandes montes.

M. betae parasita la remolacha, *M. grossulariae* el grosellero (*Ribes grossularia*), y *M. alni* el nogal (*Juglans*), el carpe (*Carpinus*), el olmo (*Ulmus*), el encino (*Quercus*) y otros.

P. leucotricha parasita lo manzanos y perales, sobre todo las plantas jóvenes de los viveros; para controlar la infección se recomiendan las podas de las ramitas parasitadas y pulverizaciones de azufre o soluciones de sulfato de potasio (3 % en agua), polisulfuro de calcio y de carbonato de cobre junto con amoníaco.

P. oxyacanthae ataca especialmente el níspero (*Eriobotrya japonica*) y otras rosáceas, como *Crataegus*, *Prunus*, *Amelanchier* y *Spiraea*. *P. tridactyla* se encuentra sobre ciruelos, cerezos y chabacanos.

U. necator produce el mildiú pulverulento o ceniza de la vid, enfermedad bastante grave que llega a causar la destrucción completa de los cultivos cuando el hongo encuentra condiciones que le son favorables, sobre todo en las variedades europeas de vides; las variedades americanas son casi inmunes. El mejor método preventivo y curativo de la enfermedad consiste en aplicar pulverizaciones de azufre varias veces durante el año; también pueden emplearse bien soluciones acuosas de permanganato de potasio (125-200 g/100 litros de agua), caldo bordelés con permanganato de potasio (50-125 g/100 litros de caldo), polisulfuros en solución (500-1 000 g/100 litros de agua) a los que pueden agregarse sulfato de cobre (1/2-2 kg) y otras sustancias como bisulfatos, hiposulfitos y tiosulfatos en soluciones diversas. El azufre del sulfato de cobre no sólo destruye el hongo e impide su desarrollo, sino también actúa benéficamente sobre los órganos de la vid, a los que da vigor, los sarmientos se lignifican mejor y las uvas adquieren un color más vivo; además, el azufre actúa como abono al formar sulfato de calcio en el suelo.

U. aceris vive sobre distintas especies de arce (*Acer*), y *U. salicis* sobre sauces (*Salix*), álamos (*Populus*) y abedules (*Betula*).

Orden Meliolales

Los Meliolales son generalmente llamados mildiús negros porque, como los Erysiphales, crecen sobre la superficie de sus hospedantes (hojas adultas y tallos jóvenes), pero a diferencia de los segundos forman una cubierta negra, gruesa y aterciopelada en vez de la capa pulverulenta y blanca de los Erysiphales. No se debe confundir a los mildiús negros con las fumaginas, ya que estas últimas pertenecen a la familia Capnodiaceae del orden Dothideales (Loculoascomycetes), y que serán tratadas más adelante.

Los Meliolales, como los Erysiphales, también se consideran parásitos obligados de plantas vasculares sobre las que exhiben un parasitismo muy especializado. Estos hongos son principalmente tropicales, aunque también ocurren en las regiones más calientes de las zonas templadas. Como requieren un nivel mínimo de humedad para crecer no es extraño que parezcan estar ausentes en las zonas áridas subtropicales.

Aun cuando los Meliolales tienen un modo de vida parasítico y una amplia distribución, ninguno causa el suficiente daño a sus hospedantes como para requerir establecer medidas de control de la infección.

Las estructuras características del micelio de estos hongos son los **hifopodios**, que pueden ser de dos tipos, capitados y mucronados; los primeros consisten en un pedicelo corto y una célula apical lobada, y los segundos tienen forma de botella y permanecen erectos sobre las hojas parasitadas. Los hifopodios capitados se adhieren a la superficie del hospedante y de la parte inferior de la célula apical de cada uno se desarrolla una hifa infectiva que atraviesa la cutícula y penetra en la célula epidérmica, dentro de la cual forma un haustorio. Además de los hifopodios, el micelio de algunas especies del género *Meliola* produce setas, rectas o flexuosas, puntiagudas, ganchudas o enrolladas en el ápice, a partir de células individuales.

La reproducción de los Meliolales parece llevarse a cabo solamente por medio de ascosporas (no hay conidios), las que en condiciones naturales germinan sobre la superficie de la hoja hospedante, produciendo inmediatamente uno o dos hifopodios capitados a expensas del tubo germinal. El micelio crece sobre la superficie de la hoja y se nutre por medio de los haustorios que se originan de los hifopodios; cuando la colonia se establece sobre el hospedante aparecen los ascocarpos. Los ascocarpos son de globosos a aplanados, de color café oscuro a negro, con una pared compuesta por dos o más capas de células con pared gruesa. Se han descrito tanto especies con ascocarpos ostiolados como no ostiolados, y algunas presentan setas oscuras en la mitad superior del ascocarpo. El desarrollo del ascocarpo en *Meliola*, el género más grande del orden, parece ser muy semejante al de *Sphaerotheca* (Erysiphales), aunque hay pocos estudios al respecto. El centro del ascocarpo joven parece estar compuesto de tejido seudoparenquimatoso. Las ascas tienen paredes delgadas, evanescentes, que típicamente contienen dos ascosporas cada una, aunque a veces pueden formarse tres o cuatro. Las ascosporas son de color café oscuro, con tres o cuatro septos. Los intentos para hacer que las ascosporas germinen en medios de laboratorio, así como para cultivar el micelio en dichos medios, han sido fallidos.

Se reconocen aproximadamente 2 000 especies de Meliolales (en una sola familia, Meliolaceae), distribuidas en cinco géneros: *Amazonia*, *Appendiculella*, *Asteridiella*, *Irenopsis* y *Meliola*. En *Amazonia* el ascocarpo es aplanado, mientras que en los otros cuatro géneros es globoso. En *Meliola* el micelio forma setas; en los otros tres géneros no hay setas. *Irenopsis* tiene setas sobre el peritecio, *Appendiculella* tiene apéndices larviformes, y *Asteridiella* carece de setas y de apéndices. La mayoría de las especies pertenecen al género *Meliola*.

Los principales caracteres que se usan para distinguir las especies son la forma y el tamaño de las ascosporas, tamaño y tipo de ramificación de las hifas, naturaleza de los hifopodios, presencia o ausencia de setas, tipo de peritecio, tipo de colonia y especie de planta hospedante. La identificación exacta de la especie de hospedante es esencial para la correcta identificación del hongo.

Algunos ejemplos de mildiús negros son: *M. jasminicola* en jazmines, *M. palmicola* en palmas, y *Meliola* sp. en cacao.

Orden Chaetomiales

Los hongos de este orden cosmopolita, que comprende una sola familia, la Chaetomiaceae, tienen peritecios de color café oscuro a negro, ostiolados, cubiertos en el ápice por largos pelos característicos, que en la mayoría de las especies recubren el cuello ostiolar, aunque con frecuencia también se presentan en las bases de los peritecios. Las especies de Chaetomiaceae son celulolíticas y en la naturaleza se desarrollan como saprobias sobre diversos sustratos celulósicos como papel, fibras textiles, ropa, paja, estiércol, lignina y materiales similares, en los que ocasionan un deterioro considerable particularmente bajo condiciones cálido-húmedas. Estos hongos también son habitantes comunes del suelo.

Los peritecios son producidos superficialmente en el sustrato, sin un estroma, y en la mayoría de las especies tienen un ostíolo, aunque en algunas especies está muy elongado, formando un cuello largo o pueden ser completamente cerrados (sin ostíolo) como en el género *Chaetomidium*. No obstante, el carácter distintivo es la presencia de numerosos pelos que principalmente nacen de la parte superior del peritecio, y que varían de forma según las especies; así, hay pelos rectos, ondulados, helicoidales, ramificados dicotómicamente, etc. El centro del peritecio joven se caracteriza por tener paráfisis laterales que crecen centrípetamente, y ascas que nacen en un racimo basal.

La familia Chaetomiaceae incluye los géneros *Chaetomium*, *Chaetomidium*, *Achaetomiella*, *Ascotricha* y *Lophotrichus*, aunque distintos autores difieren de opinión en cuanto a cuáles de dichos géneros deben ser retenidos en esta familia o deben ser incorporados en la familia Melanosporaceae del orden Melanosporales, considerando la ausencia de paráfisis en los peritecios maduros. El centro de los ascocarpos jóvenes contiene paráfisis laterales y, en algunas especies, también paráfisis himeniales entremezcladas con los penachos basales de ascas, aunque dichas paráfisis no persisten sino que se desvanecen antes de que maduren las ascas. En el género *Lophotrichus* los ascocarpos presentan ascas arregladas irregularmente, por lo que algunos micólogos lo separan de los Chaetomiales y lo clasifican con los Microascales (Plectomycetidae). Las ascas de todas las especies de Chaetomiaceae son **evanescentes** o delicuescentes cuando maduras, y contienen cada una ocho ascosporas, excepto en *Chaetomium hispidium* y *Ch. tetrasporum*. Las paredes de las ascas se disuelven antes de que maduren las ascosporas, probablemente debido a la acción de la enzima fosfatasa ácida que digiere el epiplasma. Las ascosporas son expulsadas a través del ostíolo del peritecio embebidas en un cirro mucilaginoso, que puede llegar a ser más grande que el mismo peritecio. Generalmente, las ascosporas maduras son de color café oscuro y biumbonadas o limoniformes, aunque puede haber otras formas.

De los géneros de Chaetomiaceae, *Chaetomium* es el mejor conocido y más grande, con más de 100 especies, de las cuales sólo unas cuantas producen conidios; cuando es así, en todos los casos los estados co-

nidiales pertenecen al género *Botryotrichum*, clasificado en la familia Moniliaceae de los Hyphomycetes.

Algunas especies representativas de *Chaetomium* son *Ch. cochliodes*, con pelos ondulados (fig. 289) y *Ch. funicolum*, con pelos ramificados dicotómicamente (fig. 290).

Varios estudios sobre el desarrollo del ascocarpo se han realizado principalmente en *Ch. globosum* (fig. 291), una de las especies más comunes, con pelos ondulados; aunque inicialmente fue descrito un anteridio funcional, posteriormente esto no pudo ser confirmado. En otras especies de *Chaetomium* (*Ch. trigonosporum*, *Ch. trilaterale* y *Ch. succineum*) no se ha encontrado un anteridio, por lo que el ascocarpo parece desarrollarse apogámicamente a partir del ascogonio.

Respecto a los otros géneros de Chaetomiaceae, aquí sólo se mencionará que *Achaetomiella* se caracteriza por su carencia de pelos, y que *Ascotricha* se distingue por tener pelos apicales con ramificación simpodial, provistos de cortas ramas ampuladas, y por la producción de conidios en los pelos periteciales; además, las especies de *Ascotricha* producen abundantes conidios en su fase imperfecta, la que corresponde al género *Dicyma*, de la familia Dematiaceae de los Hyphomycetes.

Orden Melanosporales

Estos hongos no son de importancia económica. Sus ascocarpos son peritecios de color café, paredes suaves y a menudo semitransparentes, que se desarrollan sobre la superficie del sustrato, aunque pueden estar inmersos en él. El centro está compuesto de seudoparénquima, las ascas son evanescentes y nacen en un fascículo basal; las ascosporas son de color café, unicelulares y con un poro germinal. El orden comprende dos familias, Melanosporaceae y Thielaviaceae.

De la primera familia, se cita *Melanospora*, un género común en el suelo, con peritecios amarillos o morenos, transparentes, provistos de un cuello ostiolar; las ascas son de pared delgada, claviformes, o a veces esféricas u obovadas, y evanescentes, de manera que las ascosporas salen del peritecio embebidas en una gota de mucílago. La forma de las ascosporas es constante dentro de cada especie, pero varía en el género desde limoniforme, oval, cilíndrica y fusiforme hasta cuboide. El color de las ascosporas es siempre café oscuro; presentan dos prominentes poros germinativos, uno en cada polo. No se le conoce estado conidial. Este hongo crece asociado con otro hongo, que a menudo es una especie de *Fusarium*, a la que aparentemente no parasita, aunque sí obtiene de ella algunos nutrimentos esenciales; esta relación biológica ha sido interpretada dentro de una gama que va desde el comensalismo hasta el parasitismo obligado. Una especie común es *M. zamiae* (figs. 292-294).

El desarrollo del ascocarpo se inicia como una hifa ascogonial enrollada, la que aparentemente continúa su diferenciación apogámicamente, ya que no existen ni anteridio ni hifa tricógina. El centro es seudoparenquimatoso y las ascas, que se desarrollan con o sin ganchos a expensas de las hifas ascógenas que se originan del ascogonio, van paulatinamente destruyendo el seudoparénquima central, permaneciendo solamente una capa que forra la superficie interna del peridio.

A la familia Thielaviaceae pertenece *Thielavia*, caracterizado por tener ascocarpos cerrados (sin ostíolo), de color café oscuro, paredes semitransparentes, ascas evanescentes y ascosporas unicelulares, también de color café oscuro. Es un hongo común del suelo, que por tener ascocarpos completamente cerrados ha sido tradicionalmente clasificado entre los plectomicetes, aunque después fue transferido a los pirenomicetes debido a la morfología interna del ascocarpo y a las ascosporas que son relativamente grandes y tienen un poro germinativo. La especie más común es *Th. terricola*.

Orden Xylariales (= Sphaeriales)

En los Xylariales los peritecios son ostiolados, generalmente de color oscuro y de consistencia membranácea o carbonácea, lisos o cubiertos con pelos suaves; en el centro contienen ascas unitunicadas persistentes y paráfisis, estas últimas por lo menos en los estadios tempranos del desarrollo. En muchos géneros los peritecios se hallan embebidos en un estroma que puede estar constituido solamente por tejido fúngico (**eustroma**) o por este junto con tejido de la planta hospedante (**seudostroma**). Otros Xylariales no son estromáticos.

El orden es cosmopolita y comprende las familias Sordariaceae, Phyllachoraceae, Xylariaceae y Diatrypaceae.

• Familia Sordariaceae (que algunos autores consideran como orden Sordariales). Incluye formas con peritecios de color café oscuro, que nacen superficial y libremente sobre el sustrato, sin estar incluidos en un estroma; son hongos saprobios que se desarrollan en estiércol de diversos animales, en partes vegetales en descomposición y en semillas. En las claves de clasificación, esta familia es descrita como no estromática, aunque en ciertas especies puede existir una pequeña capa estromática rodeando cada peritecio. Las ascas son largas, claviformes o cilíndricas y pueden estar entremezcladas con paráfisis anchas; sin embargo, en muchas especies las paráfisis son evanescentes antes de que maduren las ascosporas, de manera que esas ya no son evidentes en los peritecios maduros. El ápice de las ascas no es amiloide (no se tiñe de azul con ioduro) y presenta un engrosamiento de la pared que adopta la forma típica de una dona o anillo grueso. Las ascosporas son de color café oscuro a negro, uni o bicelulares, con la pared ornamentada de diversas maneras y con uno o dos poros germinativos según las especies; en algunas las ascosporas tienen una cubierta o cápsula gelatinosa o apéndices carácterísticos. La mayoría de las especies producen conidios y algunas también microconidios que pueden funcionar como espermacios (por ejemplo en *Neurospora*). A la familia Sordariaceae pertenecen los géneros *Gelasinospora*, *Sordaria*, *Podospora* y *Neurospora*.

Gelasinospora (fig. 295) es un pirenomicete de rápido crecimiento, que comprende unas cinco o seis es-

pecies, ninguna capaz de producir conidios, aunque algunas pueden formar microconidios que funcionan como espermacios en la reproducción sexual. En *G. calospora*, que es una especie homotálica, la plasmogamia ocurre por contacto de un anteridio con una hifa tricógina. En *G. tetrasperma*, que es una especie secundariamente homotálica, la plasmogamia se lleva a cabo por somatogamia.

El micelio de *Gelasinospora*, que es pigmentado, tiene células multinucleadas y los núcleos pueden migrar rápidamente de una célula a otra a través de los poros de los septos. El centro del ascocarpo es del tipo *Xylaria*, con las paráfisis desarrollándose junto con las ascas; sin embargo, cuando las ascosporas maduran las paráfisis se desintegran. Las ascosporas son unicelulares, de color moreno y presentan la pared alveolada; para poder germinar en un alto porcentaje, necesitan sufrir un choque térmico, la influencia de alguna sustancia química o ambos.

Sordaria fimicola (figs. 296-301) es la especie más común del género *Sordaria*, que comprende siete especies. Se reproduce solamente por ascosporas (no produce macro o microconidios) que son expulsadas violentamente de los peritecios ostiolados. Es una especie homotálica en la que la plasmogamia ocurre entre ascogonios y anteridios o por somatogamia; el primordio del peritecio consiste en una hifa enrollada como un rizo. Para una fructificación abundante, se requieren valores de pH por arriba de 6. Los peritecios se producen abundantemente cuando en el medio son escasos los carbohidratos, de manera que no se favorece el desarrollo vegetativo. La biotina y la tiamina son necesarias para la producción de peritecios, y la primera además para la formación y maduración de las ascosporas.

Los cuellos periteciales de *Sordaria*, como los de la mayoría de los miembros de Sordariaceae, presentan fototropismo positivo, de manera que se encorvan hacia la fuente luminosa. A medida que las ascas van madurando se hinchan y llenan la parte superior del peritecio. Después una asca se extiende, permaneciendo adherida por su base a la pared del peritecio, sobresale a través del ostíolo y descarga explosivamente todas sus ascosporas; una vez vacía, el asca se colapsa y desintegra. Este proceso se repite en sucesión hasta que todas las ascas del peritecio han disparado sus ascosporas. Si las ascosporas caen en un medio propicio germinan por un poro y producen un micelio que procede a formar más peritecios cuando las condiciones son favorables.

S. fimicola ha sido objeto de estudios fisiológicos y genéticos debido a la relativa facilidad con que se maneja experimentalmente. Se han inducido mutantes que producen ascosporas de color gris o amarillo en vez de café oscuro (del tipo silvestre). Al cultivar juntos el tipo silvestre con los mutantes, se han obtenido peritecios con ascas heterocariónticas, o sea, que contienen ascosporas de los dos colores, que pueden disponerse de varias maneras dependiendo de si se lleva a cabo o no el entrecruzamiento meiótico de las cromátidas; así, en una asca puede haber un arreglo 4:4 de ascosporas claras y oscuras, lo que indica la ausencia de entrecruzamiento meiótico, o pueden presentarse ascas con los arreglos 2:4:2 y 2:2:2:2 de ascosporas claras y oscuras, lo que indica que sí ocurrió dicho entrecruzamiento.

Recientemente han sido descritas tres especies heterotálicas de *Sordaria*: *S. brevicollis*, *S. sclerogenia* y *S. heterothallis*, todas con microconidios funcionales, producidos en microconidióforos septados. *S. heterothallis* difiere de las otras dos especies por tener peritecios con pared de consistencia carbonácea en lugar de membranácea.

Los miembros del género *Podospora* producen peritecios típicos, que tienen ascas y paráfisis entremezcladas; las ascosporas están provistas de un poro germinativo apical, una célula basal hialina y una célula apical oscura, y de apéndices gelatinosos de varios tipos. Estos apéndices, sin embargo, pueden estar reducidos o ausentes en algunas de las especies (se conocen alrededor de 60). Las ascas pueden tener 4, 8 o hasta 32 ascosporas cada una. Existen especies homotálicas y heterotálicas (con heterotalismo bipolar).

P. anserina, que es heterotálica, produce ascas tetrasporadas, cada ascospora con dos núcleos, uno de cada tipo de apareamiento; al germinar, estas esporas producen un micelio heterocarióntico que se comporta como homotálico (homotalismo secundario). De la misma manera como sucede en las especies heterotálicas de *Sordaria*, en *P. anserina* la plasmogamia se lleva a cabo por medio de espermatización de protoperitecios.

El género *Neurospora*, conocido comúnmente con el nombre de moho rojo del pan, ha sido objeto de numerosos estudios citológicos, genéticos y bioquímicos, principalmente la especie *N. crassa*, debido a las ventajas que ofrece como organismo de experimentación; crece y se reproduce rápidamente, y en un tiempo mucho más corto que cualquier planta o animal produce varias generaciones en las que pueden ser estudiados diversos procesos biológicos fundamentales. Además, debido a que sus ascosporas se producen por meiosis, de ellas se pueden obtener individuos haploides que brindan al genetista la oportunidad de realizar análisis rápidos de segregación de genes. Otras características ventajosas que tiene trabajar con hongos como *Neurospora* consisten en su fácil cultivo en el laboratorio, ya que requieren de menos espacio y cuidados especiales, así como de equipo menos especializado y costoso.

En 1927, Shear y Dodge descubrieron este hongo y señalaron sus propiedades como un organismo idóneo para estudiar las leyes de la herencia. Dodge estableció las bases de una nueva rama de la ciencia que vino a ser conocida como genética de haploides. Más tarde, se realizaron otras investigaciones que elucidaron la manera en que los genes controlan las enzimas y los caminos metabólicos que operan en los organismos vivos.

N. sitophila (fig. 310), cuya fase conidial corresponde a *Monilia sitophila* (figs. 195-196), es una especie frecuentemente encontrada como contaminante de la harina y de la masa para pan, que ocasiona daños considerables en las industrias panificadoras. También es un moho contaminante de los medios de cultivo y de los cultivos de otros microorganismos, difícil

de eliminar debido a la enorme cantidad de conidios fácilmente dispersables que produce y al rápido crecimiento del micelio en muy diversos sustratos. El micelio de *N. sitophila* consiste en numerosas hifas ramificadas. Sus hifas aéreas producen cadenas con conidios ovales, de color rosado-anaranjado, fácilmente reconocibles. El hongo se puede reproducir sólo asexualmente por medio de conidios (blastosporas catenuladas) o también sexualmente, por medio de microconidios que funcionan como espermacios y que fertilizan el ascogonio contenido en el protoperitecio. Después de la plasmogamia, se desarrollan hifas ascógenas con células dicariónticas que dan lugar a las células madres de las ascas y a las ascas dentro del peritecio (ver ciclo de vida, fig. 310). Los peritecios maduros son de color oscuro, piriformes, con un cuello ostiolar, y contienen numerosas ascas cilíndricas octosporadas, pero sin paráfisis en este estado de desarrollo. Las ascosporas son de color café oscuro o negro y su pared externa tiene costillas nerviformes que caracterizan el género *Neurospora* y a las que se debe su nombre. En cada asca se presentan cuatro ascosporas de un tipo de apareamiento y cuatro del otro tipo. La especie es hermafrodita y heterotálica.

Otras especies comunes de *Neurospora* son *N. tetrasperma*, que forma ascas tetrasporadas, también de interés para los genetistas y bioquímicos, y *N. intermedia*, una especie involucrada en la fermentación del oncom, un alimento tradicional de Indonesia elaborado con frijol de soya o con cacahuate. El producto fermentado adquiere sus características de apariencia, consistencia y sabor gracias a las actividades enzimáticas del hongo que transforman los carbohidratos, las proteínas y las grasas del sustrato.

• Familia Phyllachoraceae. Los miembros de esta familia forman peritecios verdaderos hundidos en el sustrato, ya sean libres o rodeados por un estroma delgado. Los peritecios son negros, globosos y ostiolados. Viven principalmente como parásitos de hojas y forman sus peritecios dentro de los tejidos del hospedante, por debajo de una capa estromática en forma de escudo, denominada **clípeo**, que rodea la boca de cada peritecio.

Phyllachora graminis, que es un representante común de esta familia, parasita las hojas de diversos pastos (*Agropyron*, *Panicum*, *Dactylis*, *Festuca*, *Bromus*, etc.), en los que ocasiona la llamada viruela negra o mancha de chapopote, por las manchas oscuras semejantes a costras. Sus ascosporas son unicelulares y hialinas.

Ph. trifolii parasita especies de tréboles (*Trifolium*), especialmente en los prados húmedos, a los que ocasiona la viruela negra. Las manchas negruzcas aparecen en el envés de las hojas. La enfermedad no llega a difundirse mucho por lo que no es peligrosa para los prados, aunque parece ser que los tréboles parasitados por este hongo son perjudiciales para el ganado vacuno cuando este los consume.

• Familia Xylariaceae. En esta familia, que es la más grande del orden Xylariales, los peritecios se forman inmersos en un estroma verdadero o en un subículo, compuestos únicamente por tejido fúngico, de los que sobresalen sólo los ostiolos periteciales. Los estromas de los xilariáceos son generalmente oscuros y carbonáceos; pueden ser pulvinados como en *Hypoxylon*, hemisféricos como en *Daldinia*, clavados o elongados y estipitados como en *Xylaria* (fig. 302-303), en forma de taza como en *Nummularia*, o cilíndricos como en *Camillea*, entre las principales formas.

La mayoría de los xilariáceos son saprobios en madera, suelo, material vegetal y estiércol, o parásitos débiles de plantas, aunque hay algunas especies parásitas que ocasionan daños graves en sus hospedantes, como se indicará más adelante.

Otras características importantes que distinguen a los miembros de esta familia son el ápice de las ascas, que se tiñe de azul con ioduro y aparece como un tapón amiloide, el cual presenta una hendidura longitudinal por donde escapan las ascosporas, que son unicelulares, de color café oscuro, con una hendidura germinal que puede ser elongada más o menos recta, elongada espiralada o poroide.

Los géneros mejor conocidos son *Hypoxylon*, *Daldinia* y *Xylaria*, aunque también se han investigado otros como *Nummularia*, *Podosordaria* y *Poronia*.

Hypoxylon. La mayoría de las especies de este género parecen ser parásitas débiles de plantas, puesto que son capaces de infectarlas a través de heridas. Forman sus estromas carbonáceos sobre troncos y ramas de árboles vivos (durazneros, ciruelos, etc.) y pueden continuar creciendo como saprobios varios años después de que el hospedante ha muerto. Los estromas varían de forma desde aplanados hasta pulvinados, dependiendo de las especies. La infección de un árbol se lleva a cabo por la germinación de ascosporas (o quizá también de conidios) cuyos tubos germinales penetran en la corteza o a través de heridas y llegan hasta el xilema. Dentro de la corteza, el micelio coalesce y forma un estroma que generalmente consiste en una capa interna (el **endostroma**), en la que se desarrollan los peritecios, y una capa externa (el **ectostroma**), a través de la cual sobresalen los ostíolos periteciales y sobre la que se produce una capa de conidios, que supuestamente intervienen en la propagación asexual del hongo. El desarrollo de los peritecios sigue la pauta general del centro que se presenta en *Xylaria*, es decir, los primordios consisten en hifas ascogoniales enrolladas a partir de las cuales se producen hifas ascógenas que crecen entre paráfisis. Algunas de las paráfisis se desintegran durante el desarrollo pero muchas persisten en el ascocarpo maduro. No se han encontrado anteridios ni hifas tricóginas que pudieran captar conidios con la función de espermacios como se ha supuesto.

Las ascosporas de las especies de *Hypoxylon* son generalmente de pared lisa, unicelulares, de color café oscuro y presentan una hendidura germinal.

Algunas especies importantes del género son *H. fuscum*, que crece en el aile (*Alnus tenuifolia*); *H. mediterraneum*, que ataca el alcornoque (*Quercus suber*); *H. rubiginosum* var. *tropica*, que parasita el árbol del hule (*Hevea brasiliensis*); *H. serpens*, que ocasiona una pudrición radicular en la planta del té (*Tea sinensis*), y *H. atropunctatum*, que ataca especialmente encinos.

Daldinia. Este género se caracteriza por formar estromas grandes de 3 a 5 cm de diámetro, negros, he-

misféricos y pulvinados, los que en corte longitudinal muestran un endostroma con múltiples capas concéntricas. Una de las especies más comunes es *D. concentrica* que, como su nombre indica, tiene una serie de semicírculos concéntricos en el endostroma, que se han considerado como zonas de peritecios abortados. Los peritecios fértiles se hallan embebidos en la capa correspondiente al ectostroma. Es frecuente en ramas muertas de diversos árboles.

Xylaria. La mayoría de las especies de este género, que también ha sido llamado *Xylosphaera*, son saprobias o parásitas débiles de plantas. Forman estromas erectos, estipitados, de colores oscuros, sobre madera muerta, es decir son **epíxilos**, aunque algunas los producen sobre aserrín, estiércol o suelo. El tamaño y la forma de los estromas es muy variable entre las especies, desde relativamente pequeños, delgados y cintiformes o filiformes, como los de *X. hypoxylon* (fig. 303), hasta bastante grandes y en forma de salchicha, como los de *X. poeti*, o clavados y agrupados en racimos como los de *X. polymorpha* (fig. 302).

Los estromas pueden ser simples o ramificados en la base o en el ápice; el color puede ser grisáceo, moreno o negro en el exterior, pero la mayoría son blancos internamente, y la consistencia puede ser corchosa, carnosa o leñosa. Los peritecios se forman en toda la porción fértil del estroma que se halla por arriba del estípite y comunican al exterior por un orificio (ostíolo) que aparece como una pequeña puntuación. Las ascas son cilíndricas y octosporadas; las ascosporas son unicelulares y de color café oscuro (figs. 304-306).

Algunas especies de *Xylaria* han sido registradas como parásitas de raíces de diversos árboles, como *X. mali* en el manzano (*Malus*), y *X. digitata* en el álamo (*Populus*), ciertas acacias (*Acacia*) y arces (*Acer*), en los que ocasiona una pudrición que llega a ser mortal.

Nummularia. Este género también se desarrolla en la corteza de diversos árboles, en los que forma estromas crustáceos, arredondados o discoidales. que semejan cabezas de clavos; parte del estroma se halla dentro de los tejidos del hospedante. *N. discincola* causa daños considerables en los manzanos. El estado conidial corresponde al género *Xylocladium* (= *Basidiobotrys*, Moniliales).

Los géneros *Poronia* y *Podosordaria* son coprófilos y muy semejantes morfológicamente, por lo que algunos micólogos consideran que el segundo no debería ser segregado del primero. Los dos presentan estromas pedicelados como los de *Xylaria*, pero en *Poronia* los peritecios están confinados a la parte apical que tiene forma de disco aplanado y blanquecino, y en *Podosordaria* los peritecios se hallan en una cabeza subglobosa blanquizca. *Poronia oedipus* es frecuente en el estiércol de caballo y *Podosordaria leporina* en el de conejo.

Un peculiar hongo, tentativamente identificado como *Chaetoceratostoma longirostre* (figs. 307-308), fue aislado por uno de los autores de este libro (M. Ulloa) a partir del guano de murciélago, procedente de unas cavernas del estado de Morelos, México. En las ilustraciones, fue incluido al final de la familia Xylariaceae porque su posición taxonómica es todavía incierta; ha sido clasificado indistintamente en Microascales, Chaetomiales y Xylariales (= Sphaeriales). Presenta peritecios oscuros, provistos de un cuello ostiolar muy largo (hasta de aproximadamente 1 cm), con abundantes pelos a lo largo de todo el cuello; las ascas son clavadas, evanescentes, y las ascosporas son oscuras, unicelulares y ovales.

• Familia Diatrypaceae. Esta familia incluye géneros que forman estromas periteciales a partir de tejido fúngico exclusivamente (eustromas) o de este y de tejido hospedante (seudostromas) que consiste en corteza o madera muerta. Los géneros *Diatrype* y *Diatrypella* presentan eustromas, mientras que *Eutypa* y *Eutypella* tienen seudostromas. Los peritecios tienen paredes oscuras y se forman en el endostroma, aunque sus cuellos ostiolares sobresalen del ectostroma. Sus ascas son cilíndricas o clavadas, pequeñas, con un anillo apical simple y amiloide, con pedicelos persistentes; las ascas junto con las paráfisis constituyen una capa himenial definida, aunque las paráfisis se gelatinizan cuando los peritecios maduran. La principal característica distintiva de los diatripáceos es la forma de salchicha que tienen las ascosporas (alantoides), que pueden ser de hialinas a coloreadas.

Orden Diaporthales

Los Diaporthales son hongos periteciales que presentan un centro seudoparenquimatoso y ascas unitunicadas. Las ascas son clavadas, con bases cortas delicuescentes por lo que en el peritecio maduro se encuentran libres en el centro hasta que son expulsadas por el ostíolo. El ápice de las ascas tiene un engrosamiento anular de la pared característico, no amiloide, que se ve al microscopio como dos cuerpos refringentes. Los peritecios son generalmente negros y en muchas especies están embebidos en un estroma. La disposición de los peritecios en el estroma es un carácter taxonómico importante. Estos hongos se encuentran con frecuencia, como saprobios y parásitos, en hojas y tejidos leñosos. Todos pertenecen a una sola familia, la Diaporthaceae.

Entre los diaportáceos de mayor importancia económica están *Diaporthe citri*, que causa melanosis en cítricos; *D. vexans*, que produce pudrición de los frutos de la berenjena, y *D. phaseolorum*, que ataca el frijol de soya, el frijol de Lima y otras especies de frijoles. Todas las especies de *Diaporthe* tienen su estado conidial en el género *Phomopsis* (Sphaeropsidales, figs. 257-258).

Otros ejemplos importantes corresponden a los géneros *Endothia*, *Glomerella* y *Gnomonia*. *Endothia* produce sus peritecios profundamente hundidos en un estroma, pero cada peritecio con un largo cuello que sobresale hasta la superficie donde desemboca en un ostíolo. Las ascas son claviformes y las ascosporas presentan una o dos células hialinas o de color amarillo pálido, ovoides o alantoides. *E. parasitica* (fig. 304) es el agente etiológico del tizón o chancro del castaño (*Castanea dentata* y *C. sativa*), una enfermedad que ha destruido enormes cantidades de estos árboles, amenazando con ello su extinción. Las ascosporas de *E. parasítica* son bicelulares y de larga vida. Los conidios son curvados, muy pequeños y se pro-

Figuras 289-301. Euascomycetes.

289. Peritecio de *Chaetomium cochliodes*, con pelos ondulados; se nota el cirro sobre el ostíolo, x 160. **290.** Peritecio de *Ch. funicolum*, con pelos ramificados dicotómicamente, x 160. **291.** Ascosporas de *Ch. globosum*, x 1000. **292.** Peritecio de *Melanospora zamiae*, con una masa de ascosporas de color café oscuro que se aprecia por la transparencia del peridio, x 160. **293.** Peritecio de *M. zamiae*, con un cuello ostiolar más desarrollado; nótense las cerdas rodeando al ostíolo, x 160. **294.** Asca joven de *M. zamiae* con ocho ascosporas, x 1000. **295.** Asca de *Gelasinospora* sp., con ascosporas de pared alveolada, x 1000. **296-301.** Estructuras de *Sordaria fimicola*. **296.** Peritecio, x 185. **297.** Peritecio en sección longitudinal, mostrando las ascas y otras estructuras internas, x 185. **298.** Racimos de ascas octosporadas, obtenidas por trituración de un peritecio, x 160. **299.** Asca octosporada; nótese el poro apical, x 400. **300.** Poro germinativo de una ascospora, x 1000. **301.** Cápsula gelatinosa de una ascospora, teñida con lactofenol-azul de algodón, x 1000.

Figuras 302-309. Euascomycetes.

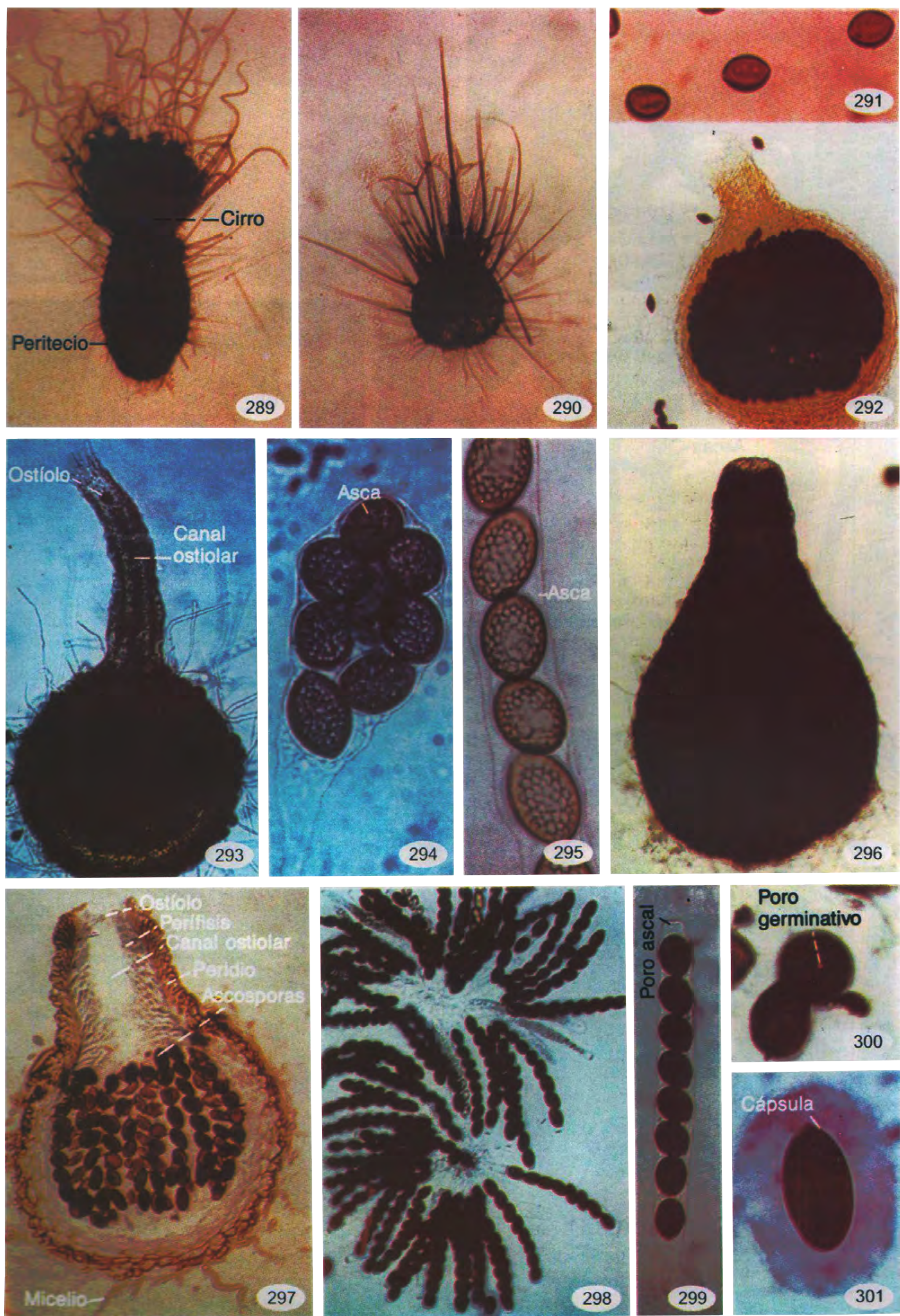
302. Estromas de *Xylaria polymorpha*, x 0.5. **303.** Estromas de *X. hypoxylon* en agar, x 0.8. **304.** Sección longituddinal de un estroma de *Xylaria* sp., mostrando los peritecios en la zona periférica, x 160. **305.** Un peritecio del mismo estroma en sección mostrando las hileras de ascosporas dentro de las ascas, x 500. **306.** Estromas de la forma asexual de *X. comosa* (*Isaria comosa*), con conidióforos y conidios blancos, x 1. **307.** Peritecio de *Chaetoceratostoma longirostre*; nótense los petos que nacen en la base del peritecio y a todo lo largo del cuello, y una masa de ascosporas embebidas en mucílago siendo expulsada por el ostíolo, x 10. **308.** Parte terminal del cuello del peritecio anterior, mostrando los pelos, el ostíolo y las ascosporas, x 30. **309.** Sección longitudinal de un estroma de *Endothia parasitica* parasitando los tejidos de una rama de castaño; se observan los peritecios con sus canales ostiolares, ostíolos y ascas, x 120.

Figura 310. Ciclo de vida de *Neurospora sitophila* (Euascomycetes).

A-G. Fase de reproducción asexual, haploide, caracterizada por la producción de macro y microconidios en conidióforos desarrollados a partir de las hifas somáticas. Los macro y microconidios desprendidos germinan y se vuelven a formar hifas somáticas. Esta fase corresponde al estado de *Monilia*. **H-N.** Fase de reproducción sexual, en la cual se forman protoperitecios femeninos con hifas receptivas, o tricóginas, y microconidios que funcionan como espermacios (células sexuales masculinas), los cuales se fusionan con las hifas receptivas, proporcionándoles núcleos a las mismas para que se puedan formar las hifas ascógenas, dicariónticas, que posteriormente originan a las ascas dentro del peritecio. Durante la formación de las ascosporas ocurren la cariogamia, la meiosis y la mitosis para constituir cuatro ascosporas de un tipo de apareamiento y cuatro ascosporas del tipo opuesto y compatible. Las ascosporas, una vez liberadas de las ascas, germinan originando las hifas somáticas.

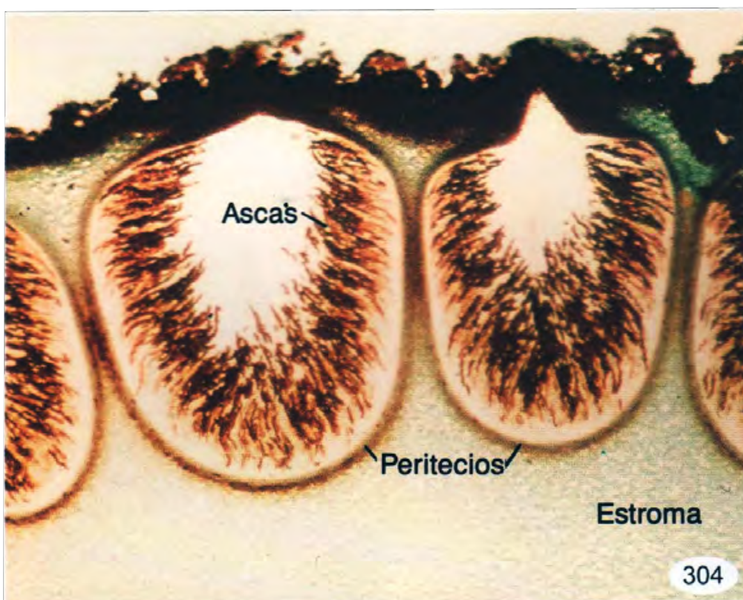
Figura 311. Ciclo de vida de *Claviceps purpurea* (Euascomycetes).

A-C. Fase de reproducción asexual, haploide, en la cual el micelio desarrollado en los tejidos de los ovarios de la planta hospedera produce un colchoncillo que remplaza dichos tejidos; sobre este colchoncillo se forman varias capas de conidióforos, en estructuras semejantes a acérvulos, que producen conidios mezclados con una secreción parecida a un néctar. Los insectos atraídos por este néctar visitan los ovarios infectados y transportan los conidios hacia otras flores, diseminando así el patógeno. Esta fase corresponde al estado de *Sphacelia*. **D-J.** Fase de reproducción sexual, caracterizada por la formación de estromas periteciales cuando los esclerocios, ya desprendidos de la planta, germinan en el suelo. Dentro de cada cabeza de los estromas periteciales se originan cavidades en el tejido seudoparenquimatoso, cada una de las cuales contiene un ascogonio multinucleado y, en la base del mismo, uno o más anteridios multinucleados. Después de la plasmogamia, los núcleos del anteridio pasan al ascogonio, del cual se forman las hifas ascógenas y después las ascas, de manera similar a los ascomicetes. Cada asca contiene ocho ascosporas filiformes y multiseptadas que, una vez liberadas de las ascas, pueden germinar en las flores de las plantas susceptibles e iniciar un nuevo ciclo.


Cirro
Peritecio
289
290
291
292
Ostíolo
Canal ostiolar
293
Asca
294
Asca
295
296
Ostíolo
Perifisis
Canal ostiolar
Peridio
Ascosporas
Micelio
297
298
Poro ascal
299
Poro germinativo
300
Cápsula
301


302

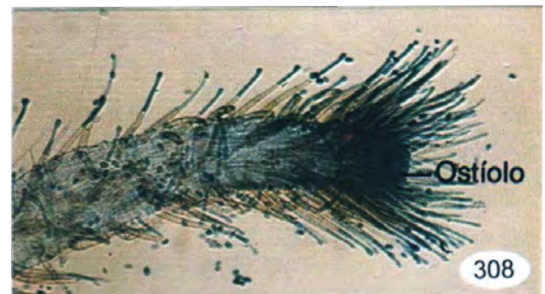

Estromas
303

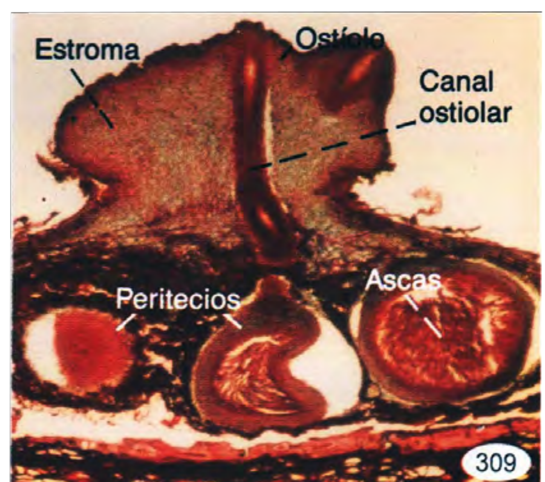

Ascas
Peritecios
Estroma
304

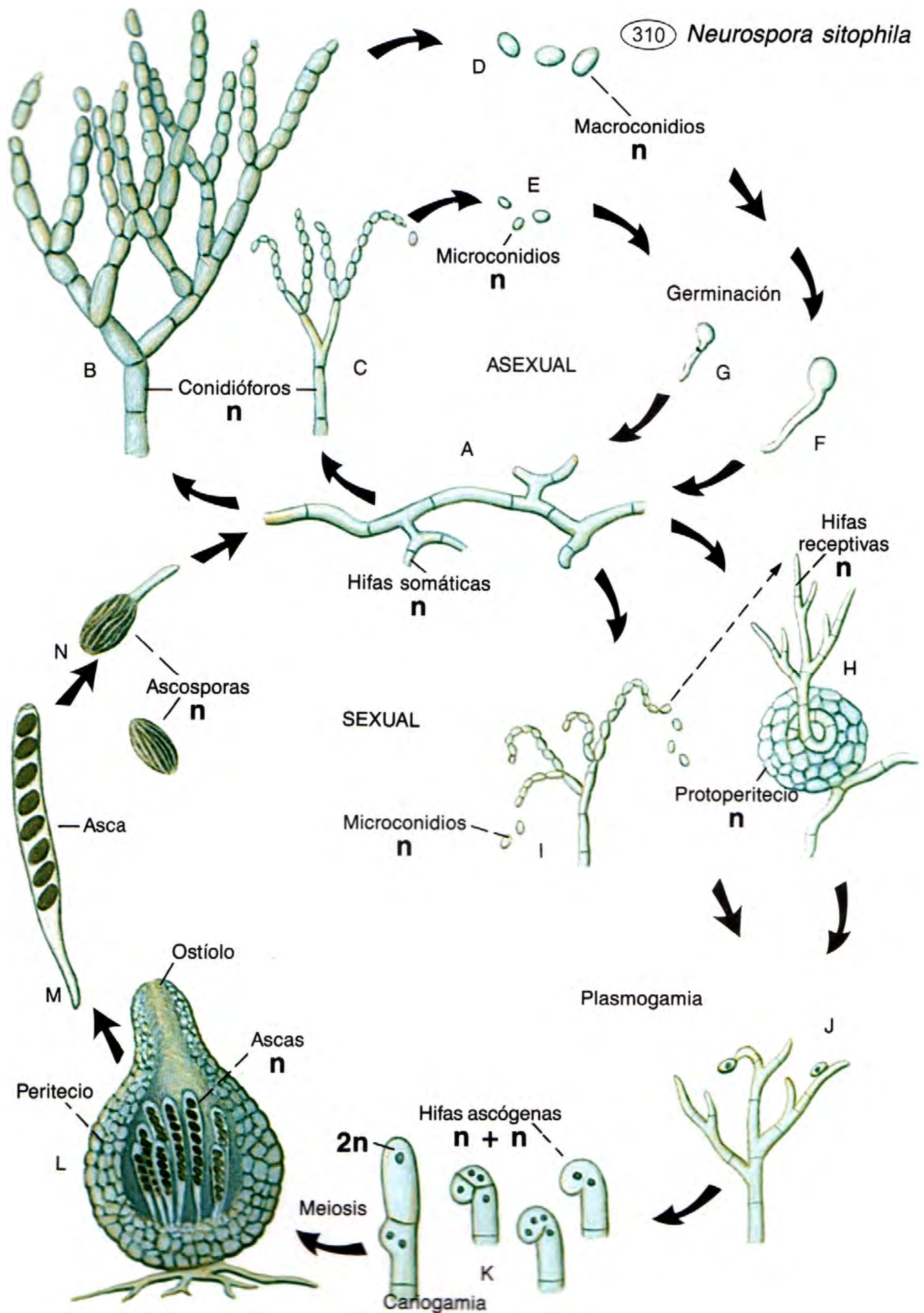

306


Ascosporas
305

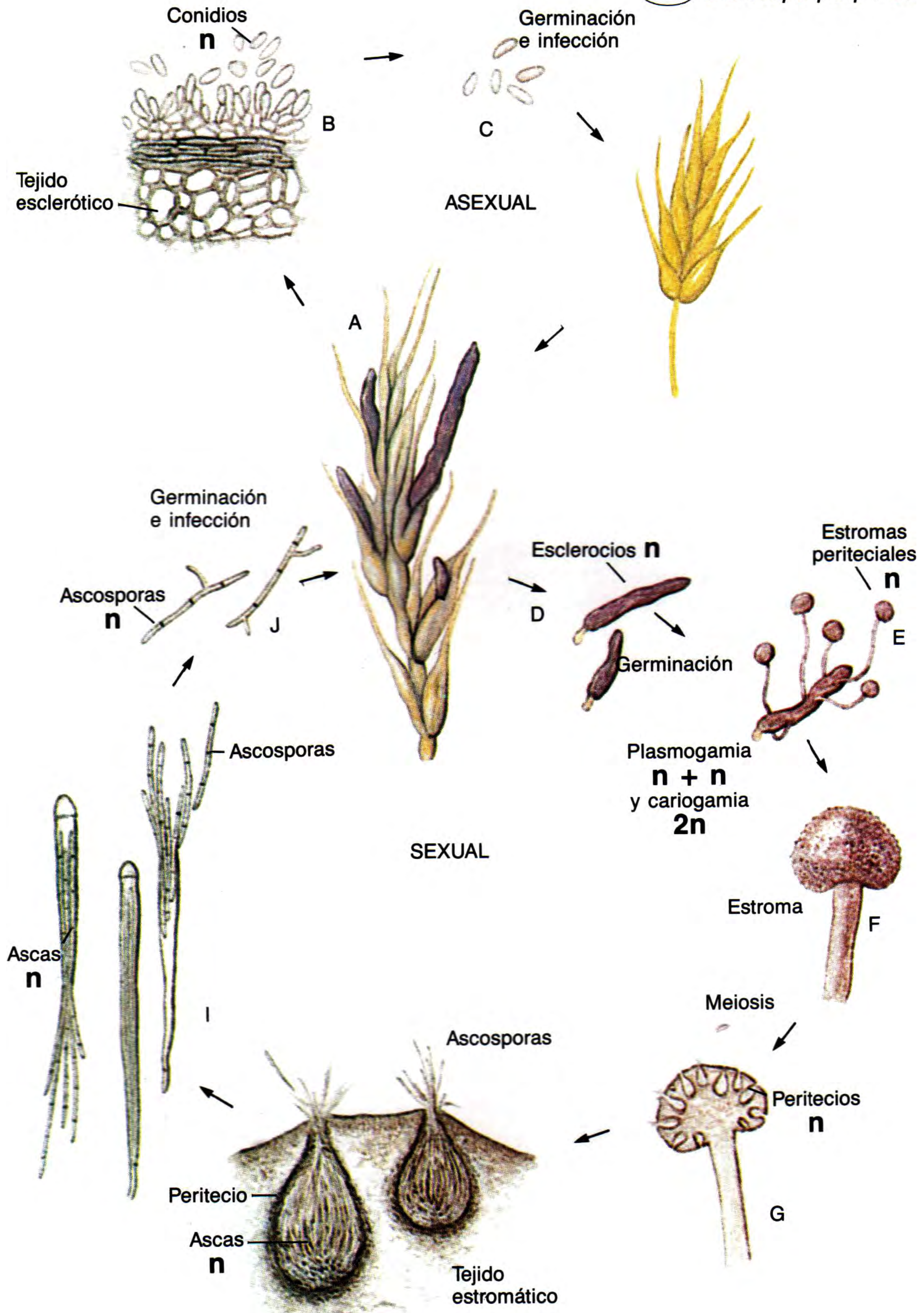

Cuello
307


Ostíolo
308


Estroma
Ostíolo
Canal
ostiolar
Peritecios
Ascas
309



310 Neurospora sitophila
D
Macroconidios
n
E
Microconidios
n
Germinación
B
C
Conidióforos
n
ASEXUAL
G
F
A
Hifas somáticas
n
Hifas receptivas
n
H
N
Ascosporas
n
SEXUAL
Protoperitecio
n
Asca
Microconidios
n
I
Plasmogamia
Ostíolo
M
J
Ascas
n
Peritecio
L
Hifas ascógenas
n + n
2n
Meiosis
K
Cariogamia


311 Claviceps purpurea
Conidios
n
B
Tejido
esclerótico
Germinación
e infección
C
ASEXUAL
A
Germinación
e infección
Ascosporas
n
J
Esclerocios n
D
Estromas
periteciales
n
E
Germinación
Plasmogamia
n + n
y cariogamia
2n
Ascosporas
SEXUAL
Estroma
F
Ascas
n
I
Meiosis
Ascosporas
Peritecios
n
G
Peritecio
Ascas
n
Tejido
estromático

ducen abundantemente en picnidios, de los que salen embebidos en cirros mucilaginosos; el estado conidial pertenece al género *Endothiella* (Sphaeropsidales, figs. 260-261).

La enfermedad produce el secamiento de hojas, ramas y troncos, lo que hace que los árboles pierdan su aspecto majestuoso. En los sitios infectados aparecen numerosos estromas del hongo con aspecto de pústulas moreno-amarillentas o rojizas, que se introducen profundamente en la región cortical. En estos estromas se forman primero los conidios y después los peritecios con ascas y ascosporas. La infección se propaga por el viento, las aves y los insectos que llevan conidios y ascosporas de unos árboles a otros. Los árboles enfermos pueden morir en un lapso de tres a cuatro años después de la infección, aunque algunos perecen en un año y otros resisten hasta diez años. El control de la enfermedad es difícil; se puede limitar en cierto grado si se cortan o raspan las partes enfermas y si se desinfectan los sitios afectados con sulfato de hierro concentrado, cubriéndolos después con mastique adhesivo; además, se deben incinerar las ramas y partes afectadas que hayan sido cortadas. *Endothia gyrosa* es un parásito común de los encinos (*Quercus* spp.).

Glomerella produce sus peritecios individual y libremente o en grupos dentro de un estroma que puede estar poco desarrollado. Los peritecios tienen un cuello ostiolar forrado internamente con perífisis bien desarrolladas, y en el centro hay paráfisis escasas o muy abundantes según las especies. Las ascas tienen un pedicelo muy corto y las ascosporas son hialinas, unicelulares, oblongas o elipsoides, o curvadas con los extremos agudos. *G. cingulata* es el agente causal de la pudrición amarga de las manzanas y de las antracnosis de un gran número de plantas diferentes (peras, membrillos, uvas). *G. lindemuthiana* ocasiona la antracnosis del frijol (particularmente en las vainas) y *G. graminicola* infecta el maíz. Otras muchas especies de este género también son patógenas de otras plantas de importancia económica como la pimienta, el algodonero, el melón y muchas más. Todas las especies de *Glomerella* presentan el mismo tipo de estado asexual, correspondiente al género *Colletotrichum* (Melanconiales, figs. 250-252).

En *G. cingulata* se ha estudiado con bastante detalle el desarrollo del ascocarpo, el cual se origina a partir de dos ramas miceliales uninucleadas que se convierten en una hifa enrollada rodeada por otra hifa enrollada o rizo, y constituyen lo que se denomina un **protoperitecio**. El rizo externo se desarrolla en el peridio del peritecio, y el rizo interno corresponde al ascogonio. El protoperitecio se transforma en peritecio después de que ocurre la plasmogamia entre el rizo ascogonial y el tubo germinal de un conidio del tipo de apareamiento opuesto. Las células del rizo ascogonial son originalmente uninucleadas pero después de la plasmogamia una o más de ellas se vuelven binucleadas y dan lugar a las hifas ascógenas que se desarrollan en ascas, entremezcladas con paráfisis.

En el género *Gnomonia* los peritecios no se forman en un estroma sino que se desarrollan hundidos en los tejidos del hospedante; cada peritecio está provisto de un cuello largo que llega hasta la superficie externa y que sirve para la salida de las ascas y ascosporas. Las ascas presentan una pared gruesa y un pequeño anillo refringente en el ápice. Las ascosporas son bicelulares, con un septo algo excéntrico.

Las especies de *Gnomonia* son parásitas comunes de hojas de muchas plantas, en las que ocasionan manchas y antracnosis. Entre las más importantes desde el punto de vista económico están *G. leptostyla*, que causa la antracnosis del nogal (*Juglans*) y plantas relacionadas; *G. veneta* ocasiona la antracnosis del sicómoro (*Platanus accidentalis*); esta es una enfermedad común en el oeste (particularmente en California) y centro de Estados Unidos de Norteamérica, que además de los sicómoros ataca ciertos encinos. El control se logra cortando y quemando las hojas y ramas infectadas, y como medida preventiva ha resultado ser eficaz la aplicación de caldo bordelés.

G. erythrostoma produce el tizón de la hoja del cerezo (*Prunus*), *G. fragariae* ataca la fresa (*Fragaria*), y *G. ulmea* infecta el olmo (*Ulmus*). Los conidios de la mayoría de las especies se producen en acérvulos, correspondientes a los géneros *Asteroma* y *Discuta* (Melanconiales), con la excepción de *G. fragariae*, en cuya fase asexual se producen picnidios que pertenecen a *Zythia fragariae* (Sphaeropsidales).

Orden Hypocreales

Estos hongos tienen peritecios con paráfisis apicales dirigidas hacia abajo y ascas clavadas a cilíndricas, unitunicadas, persistentes con diferentes tipos de estructuras apicales. En los ascocarpos maduros las paráfisis se disuelven a medida que las ascas van creciendo entre ellos. Las ascas contienen ocho ascosporas generalmente hialinas, que varían en forma y septación; las ascosporas son expulsadas con fuerza desde las ascas. La mayoría de las especies presentan ascocarpos de colores brillantes y los estromas, cuando están presentes, también son generalmente de colores vivos. Tanto los tejidos de los peritecios como de los estromas son de consistencia carnosa. Algunas especies son importantes fitopatógenas; otras viven como saprobias en ramas y troncos o como parásitas de otros hongos (basidiomicetes). Muchas especies producen estados conidiales profusos, clasificados en los Hyphomycetes. Hay una sola familia, la Hypocreaceae, de la que se comentan los géneros *Hypocrea*, *Hypomyces*, *Nectria*, *Neocosmospora* y *Gibberella*.

Hypocrea. Las especies de este género forman sus peritecios inmersos en estromas, en cuya superficie se notan los ostíolos. Las ascas son cilíndricas, angostas y cada una contiene una hilera o serie de ocho ascosporas bicelulares, con una notoria constricción en el septo; con frecuencia, en la madurez se separan las dos células de cada ascospora y constituyen lo que se denomina esporas fragmentarias, por lo que las ascas parecen tener 16 ascosporas.

La mayoría de las especies de *Hypocrea* viven sobre hojas y troncos de diversas plantas, en la tierra y en cuerpos fructíferos de basidiomicetes, y producen conidios fialídicos pertenecientes al género *Trichoderma* (Moniliales). *H. rufa* tiene su estado conidial en *T.*

viride (fig. 204) y *H. pilulifera* también presenta su estado conidial en *Trichoderma*, pero *H. citrina* lo tiene en el género *Cephalosporium* (= *Acremonium*, Moniliales). *H. pezizoidea* tiene estromas con aspecto de copa, semejantes a los ascocarpos de *Peziza*; *H. poronioidea* forma un estroma diferenciado en estípite y píleo, similar al cuerpo fructífero de los agáricos, con los peritecios embebidos en la parte superior, y *H. alutacea* vive sobre los cuerpos fructíferos de *Clavaria* (Aphyllophorales).

Hypomyces. Este género también es estromático, pero generalmente sólo la base de los peritecios se halla inmersa en el estroma, el cual es suave y de hialino a brillantemente coloreado; a este tipo de estroma se le denomina **subículo**, que se distingue de los estromas típicos por presentar una trama algodonosa gruesa y de consistencia mucho más suave. La mayoría de las especies son parásitas de basidiocarpos de *Russula*, *Lactarius* y *Boletus* (Agaricales), a los que cubren con un subículo de color anaranjado o rojo, que contiene los peritecios. Los hongos hospedantes son deformados y abortados, por lo que no forman láminas. *H. chrysospermum* vive principalmente en especies del género *Boletus*, *H. ochraceus* en las del género *Russula*, y *H. perniciosus* en los champiñones cultivados (*Agaricus bisporus* o *A. campestris* var. *bisporus*, o *A. brunnescens*), en los que ocasiona la enfermedad llamada deformidad o monstruosidad, caracterizada por una deformación y pudrición de los botones o primordios de los basidiocarpos. En México se les llama hongo enchilado o enchilado a los basidiocarpos de *Russula* o *Lactarius* parasitados por *H. lactifluorum*, que son muy apreciados como comestibles.

Las ascas de *Hypomyces* son cilíndricas o clavadas, con un engrosamiento apical perforado por un canal angosto. Las ascosporas maduras son fusiformes y pueden presentar un septo en la parte central. Los estados conidiales de las especies de *Hypomyces* corresponden a diversos géneros de Moniliales (*Mycogone*, *Sepedonium*, *Cylindrocladium*).

Nectria. Este género contiene tanto especies estromáticas como no estromáticas. Comprende un gran número de especies importantes como fitopatógenas de diversos árboles. Produce sus peritecios de color anaranjado o rojo intenso, sobre la superficie de estromas pulvinados, más o menos gruesos. Las ascas son claviformes y las ascosporas son bicelulares y apiculadas, a menudo en forma de lancha. Las diferentes especies de *Nectria* tienen distintos estados conidiales. Así, *N. haematococca* produce macroconidios crescentiformes y multiseptados, que corresponden a *Fusarium solani* (Moniliales, fig. 243), mientras que *N. cinnabarina* forma diminutos conidios unicelulares, ovoides a elongados, pertenecientes a *Tubercularia vulgaris* (Moniliales, figs. 247-249); esto indica la falta de correlación directa entre los estados perfectos e imperfectos, que sí se presenta en otros géneros de ascomicetes. No obstante, el hecho de que varias especies de Hypocreales, pertenecientes a distintos géneros, tienen un estado imperfecto en el género *Fusarium* indica la existencia de una conexión genética entre dicho género y el complejo de géneros hipocreáceos.

N. galligena, *N. cinnabarina*, *N. dittissima* y *N. coccinea* son las especies más comunes del género. De estas, la primera es la más peligrosa como parásita de árboles frutales (manzanos, ciruelos, durazneros, etc.) y árboles ornamentales de sombra, en los que causa chancros o cánceres; está distribuida ampliamente en Europa y Norteamérica. *N. cinnabarina*, llamada así por el color rojo cinabrio de sus estromas periteciales, ataca principalmente árboles de sombra como el arce o maple (*Acer*), el tilo (*Tilia*), el castaño de Indias (*Aesculus*), las moreras (*Morus*) y diversas especies de sauces (*Salix*), olmos (*Ulmus*) y fresnos (*Fraxinus*), entre otros; causa la llamada necrosis del leño, necrosis de la madera y gangrena europea. El hongo invade los vasos, ataca las células de los radios medulares e impide la circulación de la savia, por lo que la madera se ennegrece y muere por desecación, lo que trae consigo la caída de las hojas y la muerte de muchas ramas. En la reproducción asexual de este hongo se desarrollan esporodoquios sobre estromas pulvinados, sésiles o con un pedicelo corto que corresponden a *Tubercularia vulgaris* (Moniliales, figs. 247-249). Más tarde en el ciclo de vida, se forman peritecios globosos, negro-rojizos, sobre los mismos estromas. Tanto los conidios como las ascosporas son llevados por el viento y los insectos a otros hospedantes, a los que generalmente infectan a través de heridas en la corteza. Como medidas de control se aconseja cortar las ramas parasitadas, desinfectar los sitios de los cortes con una solución concentrada de sulfato de hierro y cubrir las heridas con mastique; además, las ramas infectadas que caen al suelo deben quemarse.

N. dittissima produce chancros o cánceres en perales, manzanos y muchos otros árboles, como Avellanos, encinos, hayas, fresnos, arces, nogales, abedules y álamos. Los peritecios son de color rojo vivo. *N. coccinea* es un importante patógeno de las hayas en las provincias marítimas del Canadá. Los síntomas de la enfermedad y las medidas de control son semejantes a los indicados para las otras especies de *Nectria*.

N. haematococca (fig. 312), con ascocarpos rojos y ascosporas fusiformes, bicelulares y hialinas, y *Neocosmospora vasinfecta* (fig. 313), con ascocarpos morenos y ascosporas unicelulares, esféricas y oscuras, crecen y esporulan fácilmente en cultivo en el laboratorio y son organismos muy adecuados para la enseñanza y la investigación micológicas o de otros tipos. *Nectria haematococca* causa el marchitamiento de las plantas de chícharo y de frijol, y *Neocosmospora vasinfecta* el de diversas plantas cultivadas tropicales en las que infecta sus raíces, aunque sólo ocasionalmente, pues es más común como saprobio en fragmentos vegetales en el suelo.

Gibberella. Las especies de este género viven generalmente como saprobias, aunque hay varias fitopatógenas. *G. zeae* (con su estado conidial en *Fusarium graminearum*) causa la pudrición o roña roja de las mazorcas de maíz; también puede atacar cebada, avena, centeno, alfalfa y trébol. El hongo puede vivir como saprobio en el suelo y en restos vegetales, especialmente en los rastrojos de cultivos infectados, por lo que se puede transmitir de un año al siguiente. Por

ello deben destruirse las partes infectadas de las plantas, particularmente las espigas y los granos. Los granos destinados para la siembra se pueden tratar con una solución acuosa de sulfato de cobre al 2% y cal al 3 %; a veces se aplica el fungicida en polvo a los granos. Otras medidas de control consisten en la rotación de cultivos y el empleo de variedades resistentes. *G. fujikuroi* (con su estado conidial en *F. moniliforme*) también ataca el maíz, pero principalmente el arroz, en el que produce un alargamiento de los tallos y una pudrición radicular de las plántulas; esta especie se cultiva industrialmente con objeto de obtener ácido giberélico y giberelinas, sustancias que se utilizan para promover el crecimiento, la floración y la germinación de semillas de ciertas plantas, así como para inducir la formación de frutos sin semillas.

Los peritecios de *Gibberella* son globosos, violáceos o azulados, más o menos negruzcos, blandos y ostiolados. Se pueden formar superficialmente o dentro de un estroma carnoso, y pueden disponerse aislados o en grupos. Las ascas son hialinas, cilíndricas a claviformes y contienen ocho ascosporas fusiformes, ligeramente incurvadas y con uno a tres septos.

Orden Clavicipitales

Este orden comprende una sola familia, la Clavicipitaceae, con 23 géneros, de los cuales *Claviceps* y *Cordyceps* son los más comunes y mejor estudiados. Los Clavicipitales producen sus peritecios dentro de estromas bien desarrollados, generalmente de colores vivos y de textura carnosa, compuestos enteramente de tejido fúngico. El centro del ascocarpo joven contiene paráfisis laterales, que después se adhieren a la pared peritecial. Las ascas son unitunicadas, largas y cilíndricas, con un ápice engrosado, perforado por un poro cilíndrico y largo; cada asca contiene ocho ascosporas hialinas, filiformes, que son expulsadas activamente; en muchas especies, las ascosporas se fragmentan en múltiples porciones, cada una de las cuales puede germinar como si fuera una espora individual.

La mayoría de las especies son parásitas de gramíneas, insectos, arañas y otros hongos.

El género *Claviceps* parasita gramíneas, en las que ataca las flores. La especie más importante y conocida es *C. purpurea* (figs. 311, 314-320), el agente causal del cornezuelo del centeno y de otras gramíneas cultivadas, como trigo, cebada, mijo y arroz; entre las gramíneas silvestres, parasita diversas especies de zacates de los géneros *Agrostis*, *Bromus*, *Agropirus*, *Poa*, *Festuca* y *Lolium*, entre otros.

Las ascosporas, que son liberadas de los peritecios en la primavera (ver ciclo de vida de este hongo, fig. 311), que es cuando el centeno se encuentra en floración, llegan por el aire a las flores, donde germinan produciendo hifas que infectan los ovarios. A medida que el micelio se desarrolla va destruyendo los tejidos del ovario y reemplazándolos por un fieltro micelial suave, blanco y algodonoso, que produce conidióforos con pequeños conidios ovales y unicelulares (fig. 316); este es el estado imperfecto, denominado *Sphacelia segetum*, que disemina el hongo de una espiga a otra y de planta a planta, pues los conidios, que son producidos en grandes cantidades y embebidos en una secreción azucarada y pegajosa similar a un néctar son llevados por los insectos. El fieltro micelial que produce los conidios continúa su desarrollo y forma una masa de tejido seudoparenquimatoso (fig. 317), que se transforma en un esclerocio con aspecto de espolón o cuernito, de color purpúreo o curo o negruzco, que sustituye el grano de centeno en la espiga. Estos esclerocios, que en español se llaman cornezuelos (diminutivo de cuernos) y en francés *ergot* (que significa espolón), generalmente sobresalen de las espigas, pues son de mayor longitud que los granos (figs. 314-320). Así, las espigas maduras de centeno llevan granos sanos y esclerocios. Durante la cosecha, muchos de estos esclerocios se desprenden de las espigas y caen al suelo donde pueden resistir el invierno en estado de latencia. En la siguiente primavera, los esclerocios germinan y forman varios estromas de color purpúreo oscuro, cada uno de ellos provisto de un largo pedicelo y una cabeza que contiene peritecios (fig. 318). Cada peritecio maduro contiene varias ascas cilíndricas, cada una con ocho ascosporas filiformes multiseptadas. Las ascosporas son expelidas con fuerza a través de los poros apicales de las ascas y de los ostíolos de los peritecios, y al ser llevadas por el viento a las flores del centeno inician un nuevo ciclo de infección, puesto que constituyen el inóculo primario.

Los esclerocios de *C. purpurea* contienen varios alcaloides tóxicos que producen un envenenamiento en el hombre y los animales conocido como ergotismo. En el capítulo Hongos tóxicos: micotoxinas, micotóxicosis y micetismos se dan más datos acerca de esta enfermedad, así como de los usos que en medicina tienen los alcaloides extraídos de los esclerocios de este hongo.

Entre otras de las especies de *Claviceps* están *C. gigantea* (figs. 321-322), que causa el llamado "diente de caballo" del maíz, descrito de México, caracterizado por la formación de grandes esclerocios blancos que sustituyen algunos granos de las mazorcas, y *C. paspali* (fig. 323), *C. microcephala* y *C. balansioides*, que parasitan diversos pastos o zacates y que ocasionan intoxicaciones en animales herbívoros.

Del género *Cordyceps* se conocen unas 200 especies, la mayoría de ellas parásitas de insectos como pulgones, larvas y pupas de lepidópteros y coleópteros, entre otros, además de arácnidos y de otros hongos (ascocarpos hipogeos de Elaphomycetaceae). Los estromas peritecialés de *Cordyceps* son largos y delgados, y se forman a partir de los insectos u hongos parasitados, cuyo cuerpo es parcialmente transformado en un esclerocio o, más bien, en un **seudosclerocio**, ya que se halla constituido por tejidos del hongo parásito y del hospedante.

C. militaris (figs. 324-326) es una especie común que parasita larvas de lepidópteros. Sus estromas son de color rojo anaranjado brillante, con la parte superior salpicada de pequeños puntos oscuros, que corresponden a los ostíolos de los peritecios embebidos. La fig. 327 muestra los estromas peritecialés de *C. capitata* desarrollados a partir de los ascocarpos del

hongo hospedante (*Elaphomyces*). *C. ophioglossoides* es otra especie que también se desarrolla sobre *Elaphomyces*.

Las figs. 328 y 329-331 muestran los estromas periteciales de *C. melolonthae* var. *rickii* (sobre una larva de coleóptero) y de *C. stylophora* (sobre una avispa adulta). Algunas otras especies de *Cordyceps* parásitas de insectos son *C. sphignum* y *C. norvegica*, que se desarrollan en larvas de lepidópteros y coleópteros. Esta última especie, que fue descrita en Noruega, tiene estromas alargados, hasta de 20 cm, parecidos por su aspecto general a los basidiocarpos de *Clavaria pistillaris* (Aphyllophorales).

Orden Coryneliales

Este es un pequeño orden de ascomicetes, con una sola familia, la Coryneliaceae (que algunos autores colocan en los Xylariales), de hongos tropicales parásitos de *Podocarpus* (una conífera nativa del Hemisferio Sur, aunque también se encuentra en Centroamérica y en las islas del Caribe y de otras coníferas. Los ascocarpos que son de tipo ascostroma y transicionales entre lo Euascomycetes y Loculoascomycetes, son erectos y a menudo lobados, con una dehiscencia particular, en la que se forma una perforación infundibuliforme que permite la exposición de las ascas. Estas son unitunicadas, anchamente clavadas, con largos pedicelos y delicuescentes al madurar. Las ascosporas son hialinas y de forma variable; así, son globosas en los géneros *Caliciopsis*, *Corynelia*, *Coryneliospora* y *Lagenulopsis*, y marcadamente lobadas, más o menos estrelladas en el género *Tripospora*. *Caliciopsis pinea* es una especie común en el pino blanco, en el que produce estromas errumpentes en la corteza. Después de que se rompe la corteza se producen estromas ascígeros elongados.

Orden Coronophorales

Igual que los Coryneliales, los Coronophorales también presentan ascostromas intermedios entre los Euascomycetes y los Loculoascomycetes. Este orden también es pequeño y se encuentra poco estudiado. Incluye una sola familia, la Coronophoraceae, con 11 géneros. Viven principalmente como parásitos en ramas y troncos, con su micelio desarrollado en el interior de los tejidos del hospedante; ciertas especies parasitan los cuerpos fructíferos de otros pirenomicetes. Los ascocarpos son carbonáceos y solitarios o agregados, algunos desarrollados sobre un subículo; son completamente cerrados, sin un verdadero ostíolo, aunque al madurar se abren en el ápice (donde se encontraría normalmente un ostíolo) por desintegración de una masa de células, que se gelatinizan e hinchan. Esta masa de células ha sido llamada en alemán *Quellkörper*. Las ascas son pediceladas, claviformes, no diferenciadas en el ápice y unitunicadas (aunque en *Bertia moriformis* han sido descritas como bitunicadas). Las ascosporas son de tamaño variable, compuestas de una a muchas células, hialinas a ligeramente morenas, y a menudo cilíndricas a curvadas. En el ascocarpo maduro, las ascosporas quedan libres de las ascas y constituyen una masa pulverulenta que llena la cavidad. Las especies del género *Coronophora* tienen ascocarpos globosos, arreglados en grupos pequeños, y con ascocarpos cupuliformes sobre madera u otros pirenomicetes.

Subclase Discomycetidae (discomicetes)

El carácter esencial de los discomicetes es que las ascas forman himenio y que el ascocarpo se encuentra abierto formando un apotecio, excepción hecha de las especies hipógeas, como las llamadas trufas y, en general, las del orden Tuberales.

El ascocarpo (apotecio) tiene una estructura en su parte central (*centrum*) semejante a la de los pirenomicetes. El apotecio consta de himenio, hipotecio y peridio o excípulo.

El himenio es la capa fructífera en donde se encuentran las ascas y entre ellas pocas o muchas paráfisis. Las ascas generalmente son cilíndricas o en forma de clava. El **hipotecio** se encuentra debajo del himenio y forma gran parte del apotecio; es grueso, carnoso, y está formado de numerosas hifas que constituyen un seudoparénquima o un prosénquima; de esta capa salen las ascas y las paráfisis. El peridio, también llamado **excípulo**, es una capa que cubre externamente al hipotecio y a parte del himenio. En ocasiones el apotecio está sostenido por un pedicelo, corto o largo, delgado o ancho, que gradualmente se continúa del hipotecio. En algunos apotecios, las paráfisis son más largas que las ascas y llegan a unir sus extremidades por encima de estas formando una capa que se denomina **epitecio**.

La mayoría de los discomicetes son saprobios, viven en suelos ricos en humus, troncos, ramas, hojas y frutos en putrefacción, y en excrementos de animales herbívoros; hay también algunos parásitos que ocasionan graves perjuicios en plantas fanerógamas. Además de los apotecios característicos en forma de copa, de disco o de platillo, existen muchos con otras formas, por ejemplo, los que tienen aspecto de espátulas, agujas, lenguas, esponjas, campanas, sillas de montar y panales de abejas. Tienen colores desde el blanco y moreno pálido hasta el negro, pero en ocasiones se encuentran coloraciones muy vivas, como rojas, rojizas, amarillas, amarillentas y anaranjadas. En algunos casos, como las trufas (*Tuber*), los apotecios son cerrados y muy plegados internamente, por lo que forman numerosos tubos, canales, surcos o cavidades cubiertos por el himenio.

Los discomicetes pueden ser **epigeos** o **hipogeos**, según que sus apotecios estén sobre el sustrato, como sucede en la mayoría, o dentro del mismo. Los discomicetes epigeos comprenden dos grandes grupos: **inoperculados** y **operculados**. En el primero las ascas se abren irregularmente en la extremidad al dejar escapar las ascosporas; en el segundo las ascas tienen en su parte terminal o en la región subapical una tapa llamada **opérculo**, que se abre y deja en libertad a las ascosporas. A veces, en este grupo, en lugar de opérculo se forma un anillo transversal, engrosado y subterminal, y una hendidura longitudinal (vertical) en la parte superior de las ascas, a través de la cual esca-

pan las ascosporas. Muchas veces en los inoperculados, el ápice, generalmente engrosado, se abre por un poro definido, que según los casos es angosto o ancho. Con frecuencia, algunas partes de los ápices de las ascas tienen la propiedad de tomar un color azul con el iodo. Estas características son de importancia en la taxonomía del grupo.

Los discomicetes inoperculados comprenden las siguientes órdenes: Phacidiales, Ostropales y Helotiales. En el primer orden, al contrario de los otros dos, los apotecios se desarrollan dentro de un estroma. En el segundo orden las ascosporas son filiformes y las ascas tienen los ápices muy engrosados; en el tercer orden, el más extenso de los inoperculados, las ascosporas son rara vez filiformes y si presentan esta característica, entonces los ápices de las ascas no son muy engrosados.

Los discomicetes operculados comprenden dos órdenes: Cyttariales y Pezizales. En el primero, los apotecios están dentro de estromas carnosos y esferoidales que se forman en grandes grupos; por otra parte, las ascas tienen opérculos poco conspicuos. En el orden Pezizales quedan incluidas casi todas las especies de los operculados; los apotecios no se forman en estromas y las ascas presentan opérculos conspicuos.

Orden Phacidiales

Es un orden heterogéneo que algunos autores incorporan en el orden Helotiales. Comprende especies principalmente parásitas de plantas vasculares, y algunas especies saprobias.

Los apotecios se forman generalmente en un estroma, ya sean aislados o en grupos (en algunas especies de la familia Phacidiaceae no se desarrolla estroma). El estroma presenta células e hifas de color oscuro en sus capas exteriores, y puede estar en la superficie o un poco incluido en los tejidos de las plantas hospedantes; en la mayoría de los casos está hundido en dichos tejidos.

Comprende cuatro familias: Rhytismataceae, Phacidiaceae, Cryptomycetaceae e Hypodermataceae. En la primera familia, el estroma cubre los apotecios a manera de escudo y está formado por tejidos del hongo y del hospedante. En la segunda familia pueden desarrollarse estromas pero estos no tienen forma de escudo como en la familia anterior, ni son carnoso-gelatinosos, como en la familia Cryptonemataceae. En la familia Hypodermataceae, las fructificaciones son histerotecios muy semejantes a los que presentan los loculoascomicetes del orden Hysteriales. Los histerotecios son alargados, uno dentro de cada estroma y en la madurez se abren por una hendidura longitudinal de dehiscencia.

Rhytisma acerinum (fam. Rhytismataceae, fig. 353). Es el hongo que produce la enfermedad llamada costra, mancha de chapopote o ampolla negra de las hojas del arce. Parasita diversas especies de arce o maple (*Acer*), por ejemplo *A. platanoides* y *A. campestre*, así como *A. rubrum* (arce rojo) y *A. pseudoplatanus* (sicómoro o plátano falso), tanto en Europa como en Norteamérica, aunque las especies de hospedantes son distintas en las dos regiones mencionadas. La parasitosis se inicia a partir de ascosporas que en la primavera han madurado en los apotecios que se desarrollan durante el invierno en los estromas, sobre hojas muertas caídas al suelo e infectadas del año anterior.

Las ascosporas germinan sobre la cutícula de las hojas, producen tubos de germinación y penetran por los estomas para invadir las células epidérmicas y los tejidos internos. El micelio se desarrolla y comúnmente forma un estroma con varios apotecios en las células epidérmicas, las que rompen sus paredes laterales y forman cavidades en donde se desarrollan después espermogonios. Al mismo tiempo se segrega una sustancia gomosa negra que aglutina a las hifas y a las células de la planta en el centro de los sitios infectados. Así se forman estromas negros, cuyas extremidades, con los restos de las células epidérmicas, sobresalen de las hojas y semejan manchas de alquitrán. Dentro de los estromas se forman estructuras que semejan acérvulos o conidios y que se distinguen externamente por tener el aspecto de pequeños granos con un orificio microscópico en el centro. Algunos autores piensan que estas estructuras producen conidios, que al quedar en libertad pueden efectuar infecciones secundarias. Sin embargo, esto no se ha demostrado, y más bien parecen espermogonios en donde se produce gran cantidad de espermacios; pero aún no se les conoce una función determinada, pues no llegan a fecundar, aunque podría pensarse en ello, porque no se han visto fusionarse con las hifas tricóginas de los ascogonios. En realidad, no se conoce con precisión la reproducción sexual de este hongo.

El estroma continúa su desarrollo a los lados de los sitios donde están los espermogonios, y en los surcos radiales que aparecen en él se forman los apotecios. Los ascogonios se forman cerca de los espermogonios o, a veces, dentro de ellos.

Al parecer, cada ascogonio tiene varios núcleos, así como su hifa tricógina; los núcleos de la tricógina emigran al ascogonio y se aparean con los núcleos de este para formar varios dicáriones; después se desarrollan las hifas ascógenas a las que penetran los dicáriones y, por el método usual ya descrito, se empiezan a formar los apotecios. Estos continúan su desarrollo durante el invierno en las hojas caídas y llegan a su madurez en la primavera siguiente; las ascas son claviformes y contienen ocho ascosporas hialinas, filiformes o aciculares. El estroma que cubre los apotecios presenta arrugas o surcos radiales negruzcos que se abren por hendiduras longitudinales, una sobre cada apotecio, y entonces las ascosporas salen con violencia, expulsadas en forma de polvo que se nota como pequeñas nubes. Las ascosporas, por medio de agentes diversos, pueden caer en otros hospedantes susceptibles e iniciar nuevas infecciones.

La enfermedad no muestra carácter epidémico, aunque muchas hojas se llegan a caer; se observa con más frecuencia en lugares cultivados y en parques, sobre todo en sitios húmedos. En las áreas donde la enfermedad podría ser perjudicial, como medida preventiva se aconseja recoger las hojas secas y quemarlas, para evitar la maduración de las ascosporas y nuevas infecciones en el siguiente año.

Otras especies parásitas del mismo género son *Rh. punctatum* que parasita las hojas del arce blanco o plátano falso (*Acer pseudoplatanus*), y *Rh. salicinum*, que ocasiona la enfermedad llamada costra negra de las hojas del sauce, bastante frecuente en las áreas húmedas sobre las hojas del sauce (*Salix*); forma ascosporas que maduran en el verano y no en la primavera como en otras especies del género.

Las especies de las otras familias del orden Phacidiales (se excluye la familia Rhytismataceae ya estudiada) son saprobias en restos vegetales, principalmente madera, o parásitas de plantas vasculares, en particular las que causan la caída de las hojas de las pináceas. Entre ellas, están las de los géneros *Phacidium*, *Cryptomycina* y *Rhabdocline* (fam. Phacidiaceae); *Cryptomyces* y *Potebniamyces* (fam. Cryptomycetaceae), y Lophodermium e *Hypodermella* (fam. Hypodermataceae).

Algunas especies de los géneros antes mencionados son: *Phacidium infestans*, que causa el tizón de nieve de las coníferas; *Cryptomycina pteridis*, que parasita al helecho de las malezas y de los matorrales o helecho aguileño (*Pteridium aquilinum*); *Rhabdocline pseudotsugae* causa la caída de las hojas del llamado abeto de Douglas (*Pseudotsuga taxifolia*); *Cryptomyces maximus* parasita sauces (*Salix*); *Potebniamyces discolor* causa el cáncer de la corteza del manzano; *Lophodermium pinastri* ocasiona la caída de las hojas de varias especies de pinos; *L. piceae* e *Hypodermella nervisequa* provocan la caída de las hojas del pinabete o pícea de Noruega (*Picea abies*) y del abeto plateado (*Abies alba*), respectivamente.

Orden Ostropales

Las fructificaciones no presentan estroma y los apotecios se desarrollan aislados. Las ascas son cilíndricas con el ápice muy engrosado; contienen ascosporas filiformes, hialinas y septadas que pueden fragmentarse en numerosos segmentos durante la madurez. Las ascosporas son expulsadas a través de un canal angosto situado en la parte apical del asca. El orden comprende una sola familia (Ostropaceae) que algunos autores clasifican en el orden Clavicipitales de los pirenomicetes, debido a la semejanza de las ascas y de las ascosporas con las que presentan los representantes de este último orden.

Son hongos saprobios, poco frecuentes, acuáticos o terrestres. *Ostropa*, *Stictis* y *Vibrissea* son tres de los géneros mejor conocidos. El último género comprende especies acuáticas o semiacuáticas. *V. truncorum* se desarrolla sobre partículas de madera aserrada y húmeda o arrastrada por agua. Forma apotecios diferenciados en un pedicelo espinoso que se ensancha hacia el ápice, sobre el cual descansa una cabezuela o sombrerito abultado, pero comprimido.

Orden Helotiales

Es el más extenso de los órdenes de discomicetes inoperculados. Los apotecios no se forman en un estroma, pero en ocasiones se pueden desarrollar de él o de un esclerocio. Las ascas son más o menos claviformes, poco engrosadas en el ápice y con un poro apical a través del cual las ascosporas son expulsadas con fuerza. Las ascosporas son globosas o subglobosas, elípticas o cilíndricas, rara vez filiformes. Sus representantes son generalmente saprobios en madera muerta, suelo y estiércol; a veces atacan plantas vasculares y entonces pueden ser muy peligrosos, por la destrucción que causan en cultivos de gran importancia económica.

Comprende varias familias. Sólo se describirán o citarán varios ejemplos de algunas de ellas, en particular de las familias Sclerotiniaceae, Dermateaceae, Helotiaceae y Geoglossaceae.

Monilinia (fam. Sclerotiniaceae). Los apotecios se originan de tejido estromático del hongo, el que a su vez se desarrolla en tejidos del hospedante (frutos momificados). Las ascas forman ocho ascosporas hialinas, a veces cuatro grandes y cuatro pequeñas como sucede en *M. oxycocca.* La fase imperfecta o conidial corresponde al género *Monilia* (Moniliales). Las especies de *Monilinia* estaban incluidas antes en el género *Sclerotinia*.

Monilinia fructicola (fig. 332). Ocasiona la llamada putrefacción morena del durazno y de otros frutos drupáceos. Se ha encontrado en todas las regiones donde se cultivan las plantas que dan estos frutos y llega a causar daños considerables; en los años lluviosos puede causar epifitias severas que anulan la cosecha de los frutos, por lo que se considera la enfermedad más peligrosa del duraznero.

Los frutos son atacados cuando van a llegar a su madurez (los frutos jóvenes no son lesionados), y en ellos se forman manchas morenas y blandas. El micelio invade todo el fruto y este se arruga, deseca, endurece y momifica. Los frutos se pueden momificar en la planta y allí quedar durante el invierno, o pueden caer y momificarse en el suelo. En lo frutos momificados en el árbol se forman numerosos conidios de manera que son una fuente de infección en la siguiente primavera.

Los frutos momificados en el suelo llegan a quedar parcialmeme enterrados y después de dos o tres años el hongo produce apotecios, los que probablemente se obtienen por fecundación de espermacios con ascogonios, aunque esto no se ha observado con precisión. El hecho es que en la superficie de los frutos momificados aparecen numerosos y pequeños apotecios pedicelados, en forma de copa, de color moreno pálido, de 1 a 1.5 cm de diámetro; el pedicelo alcanza de 2 a 3 cm de largo, es delgado, recto o algo sinuoso. Las ascosporas, de forma elipsoidal, se escapan de manera explosiva, dando el aspecto de polvo que forma nubes. El viento u otros agentes las llevan a las plantas y se inician nuevas infecciones.

Se aconsejan tratamientos con caldo bordelés antes de la infección y recoger frutos, ramas y hojas parasitados y quemarlos.

Se conocen varias especies de *Monilinia. M. laxa* y *M. fructicola* (sus fases conidiales son *Monilia cinerea* y *M. fructigena*, respectivamente) atacan frutos (drupas y pomos) como duraznos, manzanas y peras.

Sclerotinia (fam. Sclerotiniaceae). Las especies de este género se caracterizan porque sus apotecios salen de un esclerocio tuberoso, alargado o irregular

que comúnmente se forma en tejidos vivos o muertos del hospedante. Al principio los apotecios son globulosos, pero después toman aspecto de copa o de urna, con largos pedicelos. Las ascas son cilíndricas o claviformes, generalmente con ocho ascosporas elipsoidales, unicelulares y hialinas.

S. temulenta produce la enfermedad llamada micosis de los granos del centeno, y aunque no perjudica en gran proporción la cosecha de esta planta, modifica su calidad y propiedades, de manera que las harinas obtenidas de los granos parasitados son impropias para la alimentación, pues llegan a causar graves trastornos en el aparato digestivo del hombre y de los animales. El hongo invade la parte externa del albumen contenido en el grano, destruyendo las células y alterando los granos de almidón. Los granos parasitados se tornan más ligeros y pequeños y se arrugan exteriormente. En la superficie de los granos se originan conidios globosos sobre conidióforos. Estos conidios pueden dar lugar a nuevas infecciones. En los granos el micelio forma esclerocios en los que después de algún tiempo se originan apotecios solitarios o en grupos, pedicelados, con aspecto de disco, de 5 a 7 mm de diámetro y de color ocráceo; las ascosporas son hialinas, unicelulares y elípticas.

La única medida que puede tomarse para evitar las parasitosis es quemar los granos infectados. Los granos afectados no deben emplearse como alimento para los animales ni en la panificación. En ocasiones la parasitosis es grave y causa pérdidas considerables.

Otra especie interesante del mismo género es *S. sclerotiorum* que causa pudrición (goteo) de varios vegetales, en particular de la lechuga. *Stromatinia* (fam. Sclerotiniaceae) es un género segregado de *Sclerotinia*. Los apotecios se forman sobre estromas que se desarrollan, a manera de costras o mantos, en tejidos del hospedante. En el estroma también se originan microsclerocios, pero estos no dan origen a apotecios. Comprende especies parásitas de plantas cultivadas en las que causan las llamadas pudriciones secas de los tallos (bulbos, rizomas y cormos). *S. gladioli* y *S. narcissi* atacan a plantas ornamentales de importancia económica: gladiolas y narcisos, respectivamente.

Pseudopeziza (fam. Dermateaceae). Comprende especies parásitas de plantas vasculares, muchas de ellas de importancia económica. Los apotecios se forman por lo común en hojas vivas; se observan en grupos, y son pequeños, blandos, carnosos y con el margen crenulado; ascas cilíndrico-claviformes con cuatro a ocho ascosporas ovales, unicelulares y hialinas; paráfisis filiformes y a veces muy incurvadas. Se conocen varias especies. *P. trifolii* (= *P. medicaginis*, fig. 351) produce la llamada mancha de las hojas del trébol (*Trifolium*) y de la alfalfa (*Medicago sativa*). El hongo ataca a esta última planta en todas las regiones donde se cultiva. En México es muy común y ocasiona daños de cierta consideración.

La enfermedad se manifiesta por la aparición de manchas pequeñas en las hojas (especialmente en las inferiores); estas manchas son de forma circular, de color oscuro y tienen en el centro un disco un poco levantado. Las manchas pueden aparecer en los tallitos y pedúnculos, en los que generalmente son casi planas o poco elevadas. Las hojas infectadas se tornan amarillentas, mueren y se desprenden con facilidad, especialmente las inferiores, pues son las más atacadas. En el momento de cortar la alfalfa caen más hojas, y a veces sólo quedan los tallitos desnudos. Parece ser que las semillas escapan de la infección.

No se conoce la forma conidial. El micelio del hongo forma estromas dentro de las hojas y en ellos se generan los apotecios. En cada uno de los discos mencionados que se observan en las manchas se forma un apotecio muy pequeño (0.5-1.5 mm de diámetro), sésil, oscuro, un poco elevado y parcialmente cubierto por la epidermis del hospedante. Se producen ascosporas unicelulares, hialinas y ovales, durante todo el crecimiento de la alfalfa, y constantemente están saliendo de los apotecios y dando lugar a nuevas infecciones; son muy resistentes al frío y a la desecación. Durante el invierno se desarrollan varios apotecios en el mismo estroma. Las hojas infectadas caídas en el suelo contienen ascosporas que pueden ocasionar nuevas infecciones en los años siguientes a la infección inicial.

La única medida para controlar la enfermedad es el corte adelantado de la alfalfa con objeto de evitar la pérdida de las hojas y la formación de los apotecios y ascosporas en las mismas.

Diplocarpon (fam. Dermateaceae) presenta apotecios errumpentes, obcónicos o turbinados, con ascosporas elipsoides, rectas o un poco encorvadas, uniseptadas. Comprende patógenos importantes de plantas cultivadas. Los estados asexuales corresponden a los géneros *Marssonina* y *Entomosporium* (Melanconiales).

D. maculatum (= *D. soraueri*; fase asexual: *Entomosporium maculatum*) ocasiona la mancha negra de peras, manzanas, membrillos y tejocotes. *D. earliana* y *D. rosae* producen la mancha negra (chamusco o chamusquina) de las hojas de los fresales y de los rosales, respectivamente.

Leotia (fam. Helotiaceae). Las especies de este género son saprobias y tienen cuerpos fructíferos muy curiosos. Viven en suelos ricos en humus, en suelos arenosos, entre el musgo que está en la tierra y rara vez en maderas en descomposición. Poseen cuerpos fructíferos carnosos, muy blandos, más o menos gelatinosos, erectos y con un pedicelo o estípite que puede levantar de 2 a 8 cm de alto. La porción superior, que es la parte fértil del apotecio, en donde está el himenio, tiene forma discoidal o globulosa, gruesa, arredondada, con la superficie dorsal un poco convexa y de colores vistosos: amarillo ocráceo, amarillo oliváceo o verdoso. Las ascas son claviformes, con ascosporas hialinas, fusiformes, que al madurar presentan de tres a siete septos. Entre las especies registradas están *L. lubrica* (fig. 352), *L. stipitata* y *L. chlorocephala*. La primera es común en México, en bosques de pináceas.

Calycella (fam. Helotiaceae) tiene apotecios turbinados, sésiles o con un estípite corto, amarillos o anaranjados; las hifas de la capa externa de los mismos (excípulo) son onduladas y presentan paredes engrosadas translúcidas o cristalinas, debido a que dichas

paredes se vuelven gelatinosas y refringentes de manera que no es fácil distinguir la individualidad de las hifas, al menos cuando la fructificación llega a la madurez. Las ascosporas son hialinas y casi siempre uniseptadas. *C. citrinum* es común sobre fragmentos de madera en bosques húmedos y templados.

Bulgaria (fam. Helotiaceae) presenta apotecios turbinados y de estructura más o menos compleja, pues están formados por tejidos diferenciados. Las ascas muestran un poro apical que toma color azul con el iodo, y contienen ocho ascosporas unicelulares que en su totalidad o parcialmente se vuelven moreno-oscuras en la madurez (a veces cuatro son oscuras y cuatro permanecen hialinas). *B. inquinans* (fig. 338), que algunos autores consideran como la única especie del género, es común en los bosques, principalmente sobre cortezas de madera muerta, pero en ocasiones puede ser parásita de árboles de madera dura como los encinos.

Mitrula (fam. Geoglossaceae) comprende especies saprobias que se encuentran en suelos ricos en humus, en suelos musgosos y entre las hojas de pinos, en maderas caídas y sobre musgos. Sus apotecios o ascóforos levantan del sustrato de 1 a 3 o más cm y se encuentran aislados o en grupos; son carnosos, erectos, con pedicelo corto y su región superior, donde está el himenio, es elíptica, piriforme o subglobosa, casi siempre bien delimitada del pedicelo. Esta porción tiene colores moreno, amarillo o anaranjado. Las ascas carecen de opérculo, pero se abren por un poro; son claviformes, con ocho ascosporas elipsoidales, hialinas, unicelulares y rara vez con un septo cuando maduran. Se conocen varias especies, entre ellas *M. cucullata*, que se desarrolla sobre hojas muertas de pinos, y *M. muscicola*. En esta última especie el píleo o parte superior de la fructificación es rugoso, y se parece un poco al de las especies del género *Morchella* (del orden Pezizales), aunque en miniatura; el nombre específico de la misma especie alude a que sólo se desarrolla entre los musgos vivos, sobre fragmentos de los mismos en vías de desintegración.

Geoglossum (fam. Geoglossaceae) comprende pocas especies, todas ellas saprobias, que se desarrollan en lugares húmedos o en bosques sombreados, sobre madera en putrefacción o en tierra rica en humus; reciben el nombre común de lenguas de tierra. Los apotecios son claviformes, pedicelados, pero sin una delimitación precisa entre el pedicelo y la parte superior, donde está el himenio; este carece de setas, carácter del género *Trichoglossum*. en el que se presentan setas himeniales y pedicelares. Las ascas son claviformes, anchas, y contienen ocho ascosporas morenas en la madurez, cilíndricas o curvas, pluritabicadas transversalmente. Son comunes *G. ophioglossoides* y *G. difforme*.

Cudonia (fam. Geoglossaceae) comprende pocas especies, todas ellas saprobias, que se desarrollan en el humus de los bosques húmedos y, como en las del género anterior, se desconocen los estados conidiales. El apotecio es **capitado**, claramente diferenciado en píleo y estípite, pues hay una orilla definida entre ambos; el píleo es globoso, casi siempre involuto, es decir doblado hacia adentro. Las ascas son claviformes; contienen ocho ascosporas aciculares, o claviformes, varias veces tabicadas en sentido transversal, o sin septos y con numerosas granulaciones alineadas longitudinalmente. Son comunes *C. circinans* y *C. lutea*; esta última sólo se desarrolla sobre hojarasca en bosques de hayas.

Spathularia (fam. Geoglossaceae). Sus especies son saprobias, especialmente en bosques de pinos, entre las hojas caídas de estos; también pueden vivir en el humus, en troncos y ramas en desintegración y entre las hojas de diversas plantas. Sus ascóforos son erectos, carnosos, con estípites cilíndricos muy delgados; la porción fértil, donde está el himenio, tiene forma de espátula o de cuchara (de donde viene el nombre del género) de color amarillo moreno o amarillo. Las ascas son claviformes, con ocho ascosporas hialinas y pluriseptadas. Se han reportado dos especies: *S. clavata*, con el micelio y el estípite de color amarillo pálido y, por otra parte, dicho estípite o pedicelo es hueco, y *S. velutipes*, con el micelio anaranjado y el pedicelo compacto de color bayo moreno.

Orden Cyttariales

Está distribuido exclusivamente en el Hemisferio Sur. Comprende especies parásitas de hayas sudamericanas del género *Nothofagus* (Fagaceae). El micelio es endofítico en los tallos de estas plantas, en las que provoca la formación de agallas sobre las que se originan grandes fructificaciones compuestas, llamadas ascocarpos o estromas, que son semejantes por su estructura a las del género *Morchella*. Dichas fructificaciones son carnosas, esferoidales o piriformes, y contienen numerosos apotecios esféricos (hasta 200 o más). Antes de la formación de los apotecios, pueden presentar picnidios o espermogonios. Los apotecios se forman debajo de la capa cortical de la fructificación; después maduran y se abren, por un orificio amplio, independientemente unos de los otros en la superficie de dicha fructificación. En unas especies las ascas son inoperculadas en el ápice, con un tapón que se tiñe de azul con el iodo, y se rompen irregularmente en la madurez; en otras especies las ascas son operculadas, contienen ocho ascosporas lisas, hialinas o grises, esféricas o elipsoides; estas son arrojadas con fuerza y, en masa (esporada), son casi siempre negras.

Comprende una sola familia, Cyttariaceae, con un género, *Cyttaria*. Al estado que presenta picnidios o espermogonios se le ha denominado *Cyttariella*.

El género *Cyttaria* comprende unas 10 especies, todas ellas comestibles. *C. berteroi* es una de las más comunes en Sudamérica. *C. darwinii* es denominada llao-llao por los indios ona de Tierra del Fuego y Patagonia, quienes la utilizan como alimento.

Orden Pezizales

Este orden es muy extenso y comprende hongos operculados saprobios con apotecios muy característicos. Por lo común viven en suelos húmedos ricos en sustancias orgánicas, en maderas y hojas en descomposición, en suelos musgosos y en excrementos de

animales, en sitios más bien sombríos, aunque algunos se han encontrado en lugares iluminados de planicies o llanuras, y aun en suelos calcáreos pobres en productos orgánicos.

Los apotecios presentan forma de copa o de disco; son sésiles o con pequeños o largos pedicelos muy delgados, de colores diversos, por lo común blanquizcos, morenos, negruzcos o negros, rojos o anaranjados. La superficie interna de la copa o la superior del disco está cubierta por el himenio, de donde se expulsan las ascosporas en grandes cantidades. Las dimensiones de estos apotecios pueden alcanzar desde un milímetro o menos a varios centímetros de diámetro. En otros, el cuerpo fructífero está claramente diferenciado en dos partes: estípite y píleo. El estípite semeja un tallo y es muy pequeño o largo, delgado o grueso, liso o con surcos, así como de colores muy diversos, especialmente blancos, morenos o negruzcos. El píleo, situado en la parte superior del estípite, es la parte fértil del apotecio y tiene forma cónica con numerosos alvéolos, surcos o costillas que aumentan la superficie del himenio (*Morchella*), o adquieren la forma de una lámina lisa muy plegada que a menudo da el aspecto de una silla de montar (*Helvella*). Las coloraciones del píleo son muy diversas: blancas, morenas, negruzcas o violáceas. La consistencia de los cuerpos fructíferos puede ser carnosa, cartilaginosa, córnea o coriácea.

En la mayoría de estos hongos no se conoce reproducción asexual o estado conidial; no obstante, en varias especies, como *Peziza repanda*, *P. vesiculosa* y *Platella abundans* se han registrado conidios.

Las ascas son ovoides o cilíndricas, operculadas, con dos o más ascosporas (generalmente ocho). Estas son globosas, elipsoidales o fusiformes, con membrana lisa u ornamentada (verrugosa, equinulada, tuberculada o reticulada), hialinas o de diversas coloraciones. Paráfisis simples o ramificadas, hialinas o coloreadas.

El orden Pezizales comprende siete familias: Sarcoscyphaceae, Sarcosomataceae, Ascobolaceae, Pyronemataceae, Pezizaceae, Helvellaceae y Morchellaceae.

La familia Sarcoscyphaceae se caracteriza porque sus representantes siempre se desarrollan sobre madera, y presentan apotecios de brillantes colores, por lo común pedicelados, coriáceos, suberosos, subgelatinosos, pero no carnosos. Las ascas tienen pared gruesa, ápice paraoperculado o suboperculado (con un anillo obliterado por un tapón, o con opérculo terminal o subterminal y oblicuo) y no toman color azul con el iodo. Las ascosporas son hialinas, lisas u ornamentadas, unicelulares y plurinucleadas. Las células de las paráfisis son plurinucleadas y estas generalmente se anastomosan.

La familia Sarcosomataceae comprende especies con apotecios de colores oscuros (por la presencia de pigmentos semejantes a la melanina), sin pigmentos carotenoides. Las ascas son suboperculadas, no azulean con el iodo y siempre maduran en forma sucesiva. Ascosporas lisas u ornamentadas, a veces con vaina gelatinosa.

La familia Ascobolaceae comprende especies generalmente coprófilas, con apotecios casi siempre sésiles y pequeños, en forma de disco o de copa, a veces con pigmentos carotenoides rojos, anaranjados o amarillos. Las ascas presentan opérculo terminal y, en algunas especies, pueden tomar color azul con el iodo. Las ascosporas tienen pared muy gruesa, son hialinas en un principio, después de color moreno oscuro purpúreo, y uninucleadas.

En la familia Pyronemataceae los apotecios son generalmente sésiles y pequeños, discoidales o cupuliformes. Las ascas presentan opérculo terminal y no toman coloración azul con el iodo en ninguna de sus partes. Las ascosporas son lisas u ornamentadas, hialinas o morenas, uninucleadas, sólo ocasionalmente binucleadas.

En la familia Pezizaceae los apotecios son de diversos tipos: cupuliformes, discoidales o lenticulares, sésiles o pedicelados, pequeños o grandes, lisos o aterciopelados, pilosos o hirsutos, de brillantes colores debido a la presencia de pigmentos carotenoides, o de colores oscuros. Las ascas tienen opérculo terminal y se tornan azules con el iodo, ya sea en forma difusa o sólo en el ápice. Las ascosporas son hialinas, morenas y amarillo-verdosas, uninucleadas.

La familia Helvellaceae comprende especies con apotecios grandes, a veces en forma de copa o de disco, pero casi siempre pedicelados y con un píleo en forma de silla de montar o circunvolucionado. Ascas con opérculo terminal y que no azulean con el iodo. Ascosporas lisas o verrugosas, incoloras o hialinas, tetranucleadas, con una a tres grandes gotas de grasa.

En la familia Morchellaceae los apotecios son grandes, pedicelados, generalmente con el píleo alveolado y en forma de esponja o de panal de abejas, a veces campanulado, discoidal o cupuliforme, de color moreno o amarillento. Ascas con opérculo terminal, que no viran a color azul con el iodo. Las ascosporas son hialinas, multinucleadas (con 20 a 60 núcleos) y carecen de gotas de grasa conspicuas; no obstante, pueden presentar pequeñas gotas de grasa, dispuestas a manera de corona, en ambos extremos de cada ascospora, en la parte externa o epiplasma de la misma.

A continuación se estudia como tipo de este orden a *Pyronema confluens*, una de las especies en que se ha podido observar la reproducción sexual con precisión.

P. confluens (fam. Pyronemataceae) es un hongo muy común en el suelo y en las maderas de sitios que han sido quemados, sobre todo entre las hojas que forman masas carbonosas, aunque también puede desarrollarse en hojas húmedas en desintegración, no incineradas, y en invernaderos o en camas de germinación donde la tierra ha sido esterilizada con vapor.

En buenas condiciones nutritivas y de humedad, el micelio se desarrolla rápidamente en la superficie del sustrato y adquiere un aspecto algodonoso blanquizco muy ramificado, con hifas pluricelulares, en donde cada célula tiene de seis a doce núcleos. No es frecuente la reproducción asexual, pero Tulasne, desde 1865 indicó que ciertas hifas erectas pueden formar oídios en cadenas.

El micelio es homotálico y la reproducción sexual

se efectúa entre anteridio y ascogonios. Los órganos sexuales se originan en diversos sitios del micelio, para lo cual se forman pequeñas hifas erectas que se dividen dicotómicamente, y cada rama de la dicotomía se divide en dos a cuatro células multinucleadas. La última célula de una de las ramas toma el aspecto de una clava y se transforma en un anteridio, en cuyo protoplasma quedan varios núcleos, que luego se dividen para formar muchos de ellos. La última célula de la otra rama se hace globulosa y constituye un ascogonio del cual sale una hifa tricógina delgada e incurvada. En el ascogonio quedan varios núcleos que pronto se dividen varias veces; la tricógina también posee varios núcleos pero que no se dividen. Ya formados estos órganos, la tricógina crece un poco y se une a la extremidad del anteridio. Las paredes de contacto de la tricógina y del anteridio se disuelven y los núcleos de este, así como parte del protoplasma, pasan a la tricógina; mientras tanto los núcleos de la tricógina se desintegran. Los núcleos del anteridio emigran a través de la tricógina, llegan al ascogonio donde se aparean con los núcleos de este y forman numerosos dicáriones. Después, a partir del ascogonio con los dicáriones, se forma el apotecio de la manera ya indicada al principio de este capítulo. Como los órganos sexuales quedan muy cerca unos de otros, varios apotecios en formación se hacen confluentes formando uno solo, de donde viene el nombre de la especie. Los apotecios confluentes son discoidales o lenticulares, de 1 a 3 mm de diámetro y de un color rosa o salmón muy atractivo. Las ascas forman ocho ascosporas, hialinas, elipsoidales y unicelulares.

Otros Pezizales de interés que representan a las familias indicadas son los siguientes.

Sarcoscypha, *Cookeina* y *Phillipsia* (fam. Sarcoscyphaceae). Sus especies son **epíxilas**, crecen sobre troncos o ramas cuando estos han caído al suelo, en los bosques; presentan apotecios con pedicelos largos o cortos, a veces sésiles, en forma de copa y con brillantes colores rojos, rojo-violáceos, anaranjados o amarillos. *S. coccinea* tiene apotecios hasta de 2 cm de diámetro, pedicelados, rojos en la parte interior y blanquecinos en la superficie externa; se desarrolla en bosques de coníferas y encinos. *C. tricholoma* (fig. 333) tiene tanto las copas como los pedicelos de los apotecios de color anaranjado o rojo y cubiertos por numerosos pelos blancos; las copas miden de 1 a 3 cm de diámetro. *C. sulcipes* (fig. 340) tiene apotecios pedicelados, de color amarillo anaranjado en su totalidad; las copas carecen de pelos pero tienen dimensiones semejantes a las de la especie anterior; se desarrolla, como esta, en selvas o bosques tropicales. *Ph. dominguensis* (fig. 344) presenta apotecios sésiles, con un pedicelo muy corto, hasta de 4 cm de diámetro, discoidales o ligeramente cóncavos, de color rojo violáceo intenso en la parte interna, un poco más claros o blanquecinos en la superficie exterior; es frecuente en las selvas.

Sarcosoma (fam. Sarcosomataceae). Aunque no muy abundantes, las especies de este género se encuentran como saprobias en el suelo húmedo de los bosques, entre los musgos, o sobre las ramas y fragmentos de madera. Los apotecios son cartilaginosos, en forma de copa algo profunda, globosos o subglobosos, sésiles o con un pedicelo pequeño, vellosos o tomentosos en la parte externa, de color negruzco o moreno; la superficie interna, en estado fresco, a veces es de un rojo pálido (*S. rufum*). El tamaño de las fructificaciones es variable, alcanza de 2 a 8 cm de alto y de 1 a 6 cm de diámetro (*S. globosum*). En su parte interna está el himenio y en la base presenta un material gelatinoso que absorbe gran cantidad de agua, de manera que la fructificación se hincha y aumenta considerablemente de peso. Cuando los apotecios se secan se les forman externamente surcos o venas característicos.

S. globosum y *S. rufum* (= *Galiella rufa*) son especies que están distribuidas en las regiones templadas del Hemisferio Norte. La segunda es la más común del género en Norteamérica. En México ha sido encontrada *S. mexicana*, que presenta apotecios carnosos y algo elásticos y gelatinosos, en forma de copa, sésiles, lisos pero con la base aterciopelada, de color moreno oscuro o negro en la parte interna, un poco más claros, grisáceos o negruzcos en la exterior, de 4 a 7 cm de diámetro; se desarrolla en bosques de coníferas, sobre madera podrida.

Urnula (fam. Sarcosomataceae, fig. 336). Los apotecios se desarrollan en tierra con maderas en descomposición o fijos a troncos y ramas enterrados y semienterrados; presentan forma de urna o copa profunda, globosa o subglobosa, que se abre en pequeñas hendiduras a partir del ápice y por lo mismo queda un margen crenado; tienen la superficie externa tomentosa y de color negruzco o moreno negruzco, la parte interna un poco más clara (en una de las especies es blanquizca al principio y después amarillenta); tienen consistencia más o menos cartilaginosa o gelatinosa, correosa y coriácea; alcanzan dimensiones de 3 a 6 cm de diámetro por 4 a 6 y hasta 10 cm de alto. *U. craterium* es frecuente en los bosques templados y fríos; forma apotecios morenos o negros, con forma de copa profunda; se ha considerado que corresponde a la fase sexual de *Strumella coryneoidea*, hongo deuteromicete que ocasiona un tipo de cáncer (cáncer de *Strumella*) en varios árboles de importancia forestal, en particular encinos.

Plectania (fam. Sarcosomataceae). Las especies de este género viven en suelos húmedos sobre ramas o maderas enterradas de manera parcial o total. Los apotecios, que se desarrollan aislados o en grupos, tienen forma de disco y más comúnmente, de copa profunda o de embudo, con márgenes casi siempre encorvados, lisos o laciniados; presentan la superficie externa más o menos tomentosa y a veces vellosa o casi hirsuta, en tanto que la superficie interna, donde está el himenio, es de color rojo vivo o escarlata; por debajo tienen un pedicelo corto o largo.

P. floccosa presenta apotecios con un pedicelo blanco, cubiertos por pelos del mismo color; la copa es anaranjada o rosada pálida, hasta de 1 cm de diámetro; se desarrolla sobre madera en putrefacción en bosques subtropicales y templados de encinos y de abetos u oyameles.

Ascodesmis, *Ascobolus* y *Saccobolus* (fam. Ascobola-

ceae). Las especies de estos géneros son casi exclusivamente **coprófilas**; producen sus apotecios en los excrementos de varios animales. Algunas especies del género *Ascobolus* se han encontrado también sobre suelo, maderas y hojas en descomposición. Ciertas especies son tan exigentes que sólo prosperan en excrementos de determinados animales: *Ascodesmis porcina*, en los excrementos de cerdo; *A. microscopica*, en los de perros y tigres; *Ascobolus viridulus*, en los de perros y pájaros; *A. candidus*, en los de conejos y cabras. Varias especies, como *Saccobolus kervenii*, han sido utilizadas en estudios de morfogénesis de los ascocarpos y ascosporas. Con algunas excepciones, los apotecios son muy pequeños (0.5 a 5 mm), discoidales, globosos o subglobosos y, generalmente, de colores amarillo, violáceo, moreno, negro y blanco. Algunos autores clasifican el género *Ascodesmis* en la familia Pyronemataceae.

Scutellinia (fam. Pyronemataceae). En este género los apotecios son sésiles, discoidales, con pelos radiculares y de brillante color rojo o anaranjado. Algunos autores lo clasifican en la familia Pezizaceae. *S. scutellata* (= *Ciliaria scutellata*) es la especie más común del género. Presenta apotecios de 1 cm de diámetro, aproximadamente, de color rojo sangre, con pelos negros o morenos en el borde. Se desarrollan sobre el suelo o madera muerta, en bosques de coníferas.

Aleuria (fam. Pyronemataceae). Presenta apotecios cupuliformes amplios, sésiles o pedicelados, cubiertos por pelos cortos, delgados y hialinos. El himenio es amarillo, anaranjado o rojo, y las esporas son reticuladas o presentan bandas y crestas espinosas. *A. aurantia* tiene apotecios sésiles, de color brillante, anaranjados por dentro y amarillentos o blanquecinos en la parte externa, que se desarrollan sobre el suelo, en la orilla de los caminos, en los jardines o en los bosques abiertos de las zonas templadas.

Otidea (fam. Pyronemataceae). Los apotecios carecen de pelos, son sésiles o presentan un pedicelo ancho y mal definido (seudostípite); son amarillo-anaranjados o grisáceo-amarillentos, hasta de 8 cm de alto por 4 cm de ancho, cupuliformes o en forma de oreja, por lo común hendidos en un lado, de manera que son asimétricos. *O. onotica* y *O. concinna* (fig. 345) son dos de las especies más comunes en los suelos ricos en humus, de los bosques de coníferas.

Peziza (fam. Pezizaceae, figs. 339, 342-343). Las especies de este género se distinguen por sus apotecios no gelatinosos en forma de copa o disco, de margen entero o crenulado, sésiles o adheridos al sustrato por medio de un pedicelo central, por lo común de 1 a 8 cm de diámetro; sus colores varían de blanquecinos a moreno-pálidos, amarillentos o moreno-amarillentos claros. En ocasiones la coloración es la misma por fuera y por dentro, pero otras veces es distinta, por ejemplo *P. vesiculosa*, que es blanca por fuera y moreno-pálida por dentro, con grandes apotecios y que se desarrolla en jardines abonados con estiércol. Los apotecios son a veces regulares, pero muchas veces están plegados; la superficie interna de las copas o de los discos, donde está el himenio, puede ser lisa, con surcos, estrías o **arrugas**.

Los cuerpos fructíferos se desarrollan en época de lluvias sobre suelos ricos en humus, troncos o ramas en desintegración, en sitios sombríos de los bosques de coníferas, pero también pueden prosperar en praderas abiertas cercanas a dichos bosques. Por otra parte, el micelio penetra hasta capas profundas del sustrato, el que puede ser, además del indicado, suelo incinerado, con troncos y ramas semicarbonizados y estiércol, invernaderos y camas de cultivo de hongos comestibles (*Agaricus bisporus*).

En algunas especies se han encontrado estados asexuales o conidiales; por ejemplo, el estado conidial de *P. ostracoderma* es *Chromelosporium aliare* (= *Ostracoderma epigaeum*, fig. 197). En otras especies el estado asexual corresponde al género *Oedocephalum* (Moniliales).

Respecto a la reproducción sexual, sólo ocasionalmente se han observado anteridios y ascogonios y no se ha precisado la forma en que se efectúa la fecundación entre estos órganos sexuales. No obstante, es frecuente que ciertas células vegetativas de las hifas apareen sus núcleos, formen dicáriones y finalmente formen apotecios. Las ascas son operculadas, cilíndricas o en forma de clava y contienen ocho ascosporas elipsoidales, hialinas o coloreadas, de pared lisa u ornamentada (con diminutas papilas, pequeñas fisuras o gruesas verrugas).

P. hemisphaerica ha sido encontrada en México, en el humus de bosques de coníferas. Presenta apotecios cupuliformes, de color moreno claro amarillento, hasta de 2 cm de diámetro, regulares en el borde, con pequeños pelos moreno-oscuros y lisos en la superficie externa.

Pustularia catinus es otro pezizáceo que también se desarrolla en México en el humus de bosques de coníferas; en contraste con la especie antes descrita, tiene apotecios con la superficie exterior vesiculosa y el borde irregularmente dentado, sin pelos.

Galactinia (fig. 339) y otros géneros de pezizáceos han quedado incluidos en el género *Peziza*, según el criterio de varios autores. No obstante, ciertos micólogos han transferido al primer género las especies del género *Peziza*, por considerar que este último es un nombre confuso, pero esta posición ha sido descartada en la actualidad y el género *Peziza* sigue siendo válido.

Sarcosphaera (fam . Pezizaceae, fig. 335). Algunos autores consideran este género dentro de *Peziza*. Presenta apotecios subterráneos durante su estado joven, globosos, huecos, cartilaginosos o carnosos y quebradizos, de superficie lisa y color blanco grisáceo. Cuando llegan a la madurez, dichas fructificaciones alcanzan de 4 a 8 cm de diámetro, brotan en la superficie del suelo y se abren formando lóbulos radiales triangulares que semejan los picos de una corona; en la base presentan un pie blanco, grueso y carnoso que permanece enterrado; la superficie interna, forrada por el himenio, es lisa, violácea o purpúrea.

La única especie reconocida es *S. crassa* (= *S. eximia*, *S. coronaria*) (fig. 335), que se desarrolla, por ejemplo, en los bosques de coníferas de los alrededores de la ciudad de México y, por ser comestible, también puede encontrarse en algunos mercados de

Figuras 312-320. Euascomycetes.

312. Peritecio de *Nectria haematococca* en sección longitudinal, mostrando la pared, las ascas, las perífisis y el ostíolo, x 160. **313.** Peritecio de *Neocosmospora vasinfecta*, roto en un costado y con paquetes de ascas octosporadas emergiendo, x 160. **314-320.** Estructuras de *Claviceps purpurea*. **314.** Esclerocio en una espiga de centeno parasitada, x l. **315.** El mismo esclerocio visto a mayor aumento, x 5. **316.** Corte transversal de un esclerocio joven, con masas de conidios en la superficie, x 200. **317.** Sección transversal de un esclerocio mostrando el seudoparénquima, x 1000. **318.** Sección longitudinal de un estroma peritecial mostrando los peritecios en la zona periférica de la cabeza de dicho estroma, x 50. **319.** Los peritecios anteriores vistos a mayor aumento; se observan las ascas en el interior de los peritecios y por fuera de los ostíolos, x 200. **320.** Esclerocio en una espiga de cebada parasitada, x 1.

Figuras 321-331. Euascomycetes.

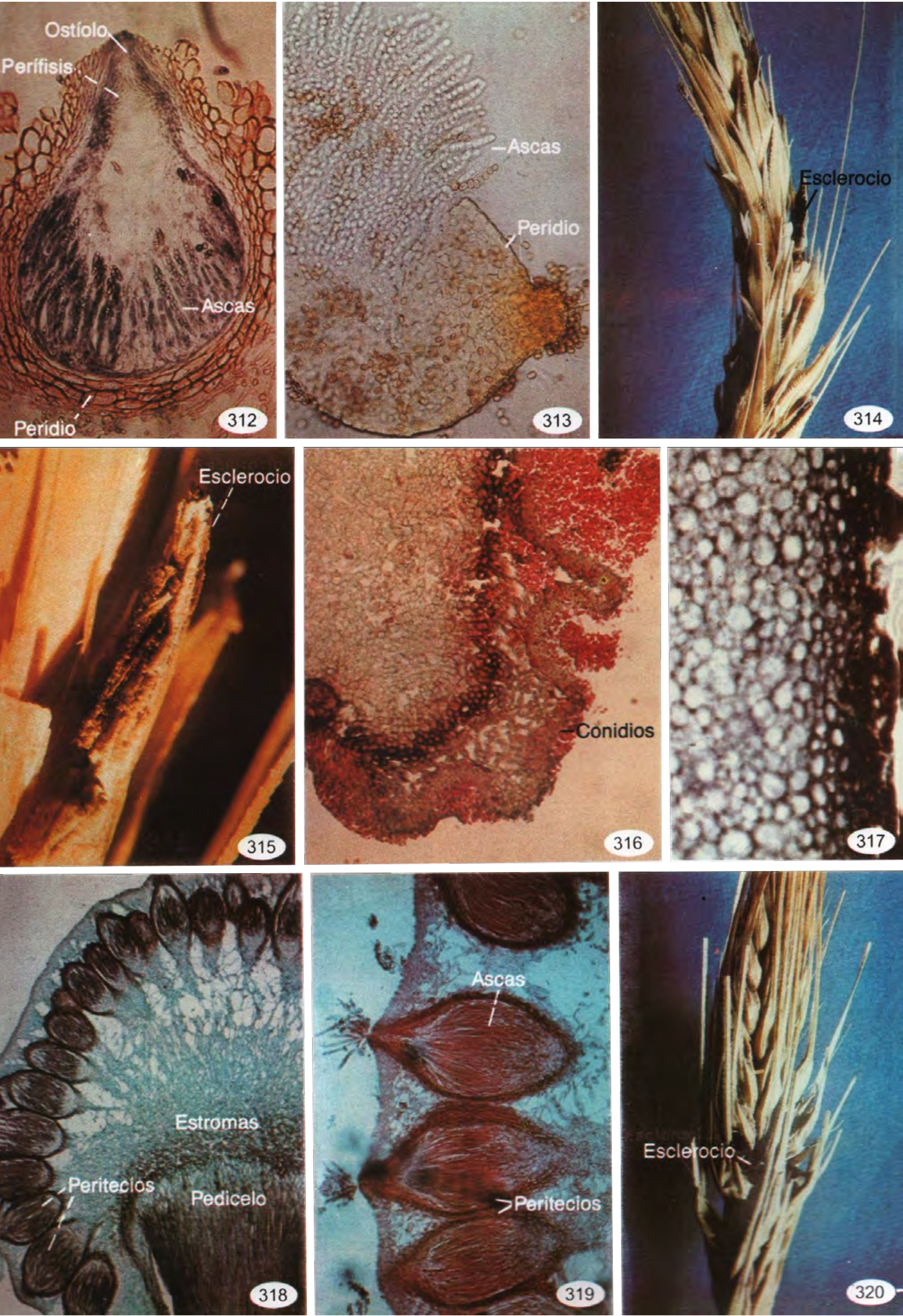
321. Esclerocios de *Claviceps gigantea* en una mazorca de maíz parasitada, x 1. **322.** Estromas periteciales de *C. gigantea* originados por germinación de un esclerocio, x 1. **323.** Esclerocio de *Claviceps paspali* en una espiga de *Paspalum* parasitada, x 1. **324-326.** Estructuras de *Cordyceps militaris*. **324.** Estroma peritecial originado por germinación de un seudosclerocio; este último está constituido por tejidos tanto del hongo como de la larva del insecto parasitada, x 1.5. **325.** Asca con hileras de ascosporas fragmentadas, x 1000. **326.** Ascosporas sueltas, x 1000. **327.** Estromas periteciales de *Cordyceps capitata* desarrollados a partir de los ascocarpos del hongo parasitado (*Elaphomyces*), x 1. **328.** Estromas periteciales de *Cordyceps melolonthae* var. *rickii*, desarrollados a partir de una larva de insecto coleóptero parasitada, x l. **329-331.** Estructuras de *Cordyceps stylophora*. **329.** Estromas periteciales sobre el tórax de una avispa parasitada, x 3. **330.** Más estromas sobre el abdomen de la misma avispa, x 3. **331.** Uno de los estromas visto a mayor aumento, x 6.

Figura 332. Ciclo de vida de *Monilinia fructicola* (Euascomycetes).

A-D. Fase de reproducción asexual, haploide, en la cual las hifas somáticas desarrolladas en los tejidos de la planta hospedera producen conidióforos con cadenas de conidios; los conidios desprendidos son diseminados por el viento y al encontrar un hospedero susceptible germinan y lo invaden con el micelio somático. Esta fase corresponde al estado de *Monilia*. **E-I.** Fase de reproducción sexual, caracterizada por una extensa invasión de los tejidos de los frutos por las hijas somáticas, las cuales producen estromas en los frutos momificados. Estos estromas, además de producir conidios en su superficie, son el sitio donde probablemente se realiza la fertilización de los primordios de los apotecios por medio de los espermacios. Estos primordios son estructuras columnares que contienen a los ascogonios enroscados, los cuales, una vez espermatizados, se desarrollan en apotecios con ascas y ascosporas, siguiendo el patrón usual. Las ascosporas haploides, que son fuertemente expulsadas de las ascas, inician un nuevo ciclo de infección si germinan en un hospedero adecuado.

Figuras 333-344. Apotecios de diversas especies (Euascomycetes).

333-334. *Cookeina tricholoma*, x l. **335.** *Sarcosphaera crassa*, x l. **336.** *Urnula* sp., x 0.5. **337.** *Acetabula acetabulum*, x 0.5. **338.** *Bulgaria inquinans*, x 0.5. **339.** *Galactinia* sp., x l. **340.** *Cookeina sulcipes*, x 2. **341.** *Macropodia* sp., x l. **342.** *Peziza* sp., x l. **343.** Sección longitudinal de un apotecio de *Peziza* sp., mostrando las ascas octosporadas y el epitecio formado por las paráfisis, x 200. **344.** *Phillipsia dominguensis*, x 2.


Ostíolo
Perífisis
Ascas
Peridio
312
Ascas
Peridio
313
Esclerocio
314
Esclerocio
315
Conidios
316
317
Estromas
Peritecios
Pedicelo
318
Ascas
Peritecios
319
Esclerocio
320


Esclerocios
321

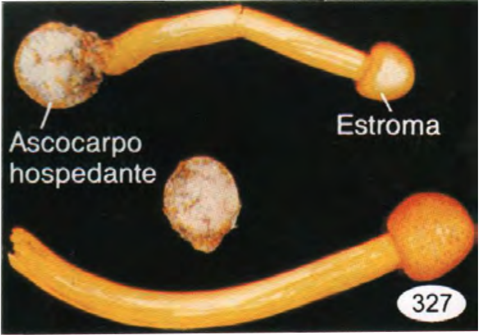

Esclerocio
323


Estroma
peritecial
Larva de
insecto
hospedante
324


Asca
325


Estromas
periteciales
Esclerocio
322

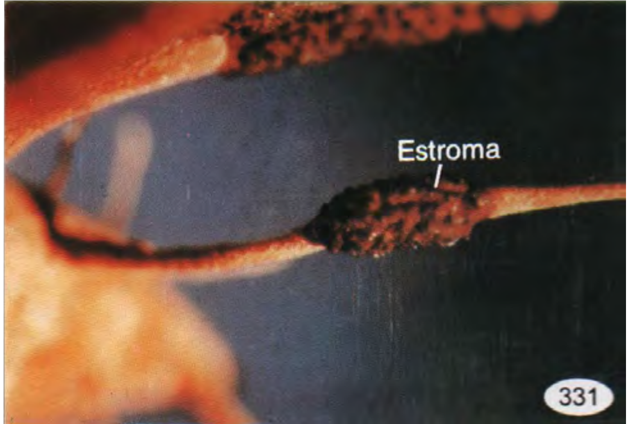

326

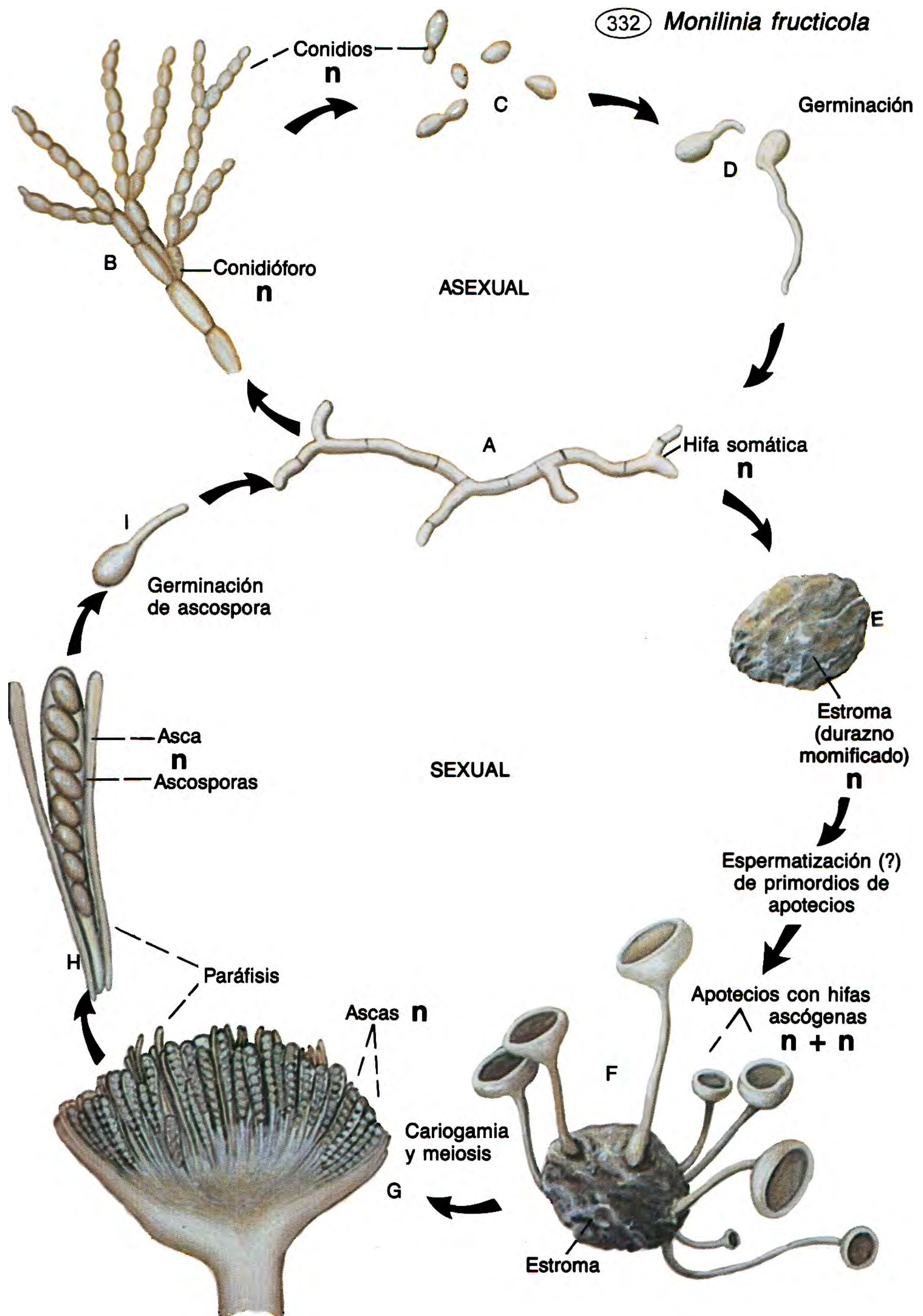

Ascocarpo
hospedante
Estroma
327


Estromas
328


Estroma
329


330


Estroma
331


332 Monilinia fructicola
Conidios
n
C
Germinación
D
B
Conidióforo
n
ASEXUAL
A
Hifa somática
n
I
Germinación
de ascospora
E
Estroma
(durazno
momificado)
n
Asca
n
Ascosporas
SEXUAL
Espermatización (?)
de primordios de
apotecios
H
Paráfisis
Apotecios con hifas
ascógenas
n + n
Ascas n
F
Cariogamia
y meiosis
G
Estroma


333


335


336


334


337


338

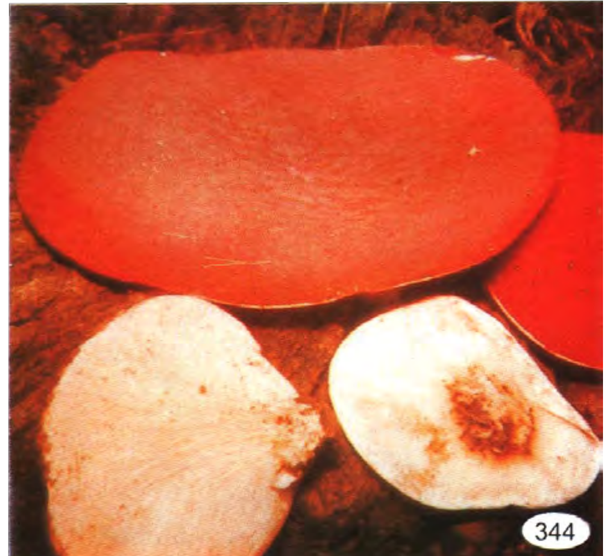

339


340


341


Epitecio
Ascas
343


342


344

esta región, donde recibe los nombres comunes de calaverita, huequito o huesito.

Helvella (fam. Helvellaceae). Los cuerpos fructíferos están claramente diferenciados en píleo y estípite. El primero consiste en una lámina delgada que, según las especies, adopta formas de silla de montar, de mitra, subglobosa y de cerebro, por lo común con los bordes replegados y a veces unidos al estípite, de superficie lisa, ondulada o rugosa y de coloraciones diversas: blanca, grisáceo-blanquizca, morena clara, morena oscura, morena rojiza o morena amarillenta; en esta superficie se encuentra el himenio con ascas y paráfisis. El píleo alcanza, según las especies, desde 2 hasta 12 cm de diámetro. La superficie inferior del píleo es casi siempre más clara y de distinta coloración con respecto a la superficie superior del mismo. El estípite es por lo común cilíndrico, muy delgado o grueso, pequeño o largo (de 3 a 12 cm), blanco, amarillento, moreno, grisáceo, ceniciento, negruzco, hueco o macizo y de superficie lisa o acanalada.

En México son cuatro las especies más comues: *H. lacunosa* (fig. 347), español, gachupín negro o negrito; *H. crispa*, español o gachupín blanco; *H infula*, pantalonudo o calzoncillo, y *H. elastica*, cerita, sonajita u oreja de ratón (fig. 346). Se desarrollan en suelos húmedos, entre musgos, ramas y hojas caídas. Prefieren sitios un poco sombríos, debajo de los árboles, pero también se desarrollan en praderas abiertas. Son comunes en bosques de coníferas con encinos y madroños. Son comestibles después de hervidos; crudos son algo tóxicos debido a la presencia de toxinas hemolíticas termolábiles, como el ácido helvélico.

Otros géneros de la misma familia Helvellaceae, cuyas especies con frecuencia han sido incluidas dentro del género *Helvella*, son *Gyromytra*, *Paxina* y *Underwoodia*.

G. esculenta es a veces confundida con *H. ínfula*, pero el píleo de la primera especie es globoso o subgloboso y cerebriforme, de color moreno oscuro o rojizo, en tanto que la segunda especie tiene el píleo sólo un poco plegado o circunvolucionado. Es importante distinguir ambas especies porque la primera puede ser tóxica y hasta mortal cuando se ingiere cruda, debido a que contiene giromitrina, sustancia que a su vez da origen a la monometil-hidracina, que es muy tóxica. Como la sustancia tóxica es soluble en agua, el hongo es comestible después de ser hervido y de tirar el agua de cocción. Otra especie semejante pero de mayor tamaño es *G. gigas*.

Paxina acetabulum (= *Acetabula acetabulum*, *A. vulgaris*) (fig. 337). Es una especie comestible cuya fructificación carece de estípite o este es corto, ancho e inconspicuo; es de color moreno claro, grisáceo o amarillento en toda la superficie, si se exceptúan las venas blanquecinas que sobresalen en relieve de la superficie externa. Es común entre la hojarasca de los bosques de abetos u oyameles (*Abies*).

Underwoodia columnaris. Es un hongo poco frecuente que alcanza hasta 10 cm de altura y de 2 a 3 cm de diámetro. La fructificación es columnar, diferenciada en estípite y píleo; este presenta forma de silla de montar con dos ramas gruesas de la misma altura, separadas por una hendidura central profunda.

Morchella (fam. Morchellaceae). Los micelios de estos hongos saprobios o micorrícicos son subterráneos y sus típicos cuerpos fructíferos, erectos sobre la superficie del suelo, son fácilmente reconocibles. Viven en la tierra húmeda rica en despojos vegetales, dentro o alrededor de los bosques, especialmente de coníferas, entre las hierbas, céspedes o zacates; se encuentran en sitios sombríos y en lugares abiertos e iluminados. En los bosques del Valle de México y sus alrededores, los cuerpos fructíferos aparecen principalmente al final de las lluvias (septiembre, octubre y noviembre), pero en otros países (Europa y Estados Unidos) pueden brotar en primavera o en verano.

En su micelio no se han encontrado órganos sexuales, y parece ser que los apotecios se forman a partir de células especiales que aparean sus núcleos y forman dicáriones. Sus cuerpos fructíferos o ascóforos alcanzan dimensiones variables según las especies, de 5 a 6 cm hasta 15 o más centímetros. En ellos están muy bien diferenciados el estípite y el píleo. El primero es carnoso, generalmente cilíndrico, corto o largo, a veces pubescente y de color blanco amarillento o un poco morado. El píleo es coriáceo, carnoso o córneo, espongiforme, ovoide, oblongo o subgloboso, y de colores blancuzco, grisáceo, moreno pálido, moreno oscuro, amarillento o negruzco, lo cual depende de las especies y de la edad del ejemplar; pero lo más característico es que externamente muestra gran número de costillas longitudinales y transversales que se anastomosan irregularmente formando alvéolos, a veces profundos y de forma variada que en conjunto le dan la apariencia de una esponja o de las celdillas de un panal de abejas, de ahí el nombre de colmenillas que se aplica a los hongos de este género. En la superficie de los alvéolos se encuentra el himenio con gran cantidad de ascas operculadas, cada una de las cuales contiene ocho ascosporas elipsoidales y hialinas. Cuando maduran, las ascosporas se liberan en enormes cantidades formando un polvo nebuloso.

Todos los cuerpos fructíferos de las especies de *Morchella* son comestibles y constituyen un manjar muy delicioso. En Norteamérica las especies más comunes son: *M. esculenta* (figs. 348 y 349), *M. rotunda* (figs. 348-350), *M. crassipes* y *M. conica* (fig. 348).

Por el aspecto de su píleo, en México estas especies reciben los nombres de mazorquita, mazorca, pancita, elotito, elote y colmena. Abundan en los bosques de los alrededores de la ciudad de México y son muy buscados por los campesinos que los comen y los venden en los mercados.

Por su delicado sabor y su gran valor comercial, en diversos países, incluso en México, se han tratado de cultivar artificialmente, pero sólo se ha logrado obtener el micelio y no los cuerpos fructíferos, o bien éstos se desarrollan de manera eventual y esporádica.

Verpa y *Disciotis* (fam. Morchellaceae). Son dos géneros que por su forma difieren mucho de los hongos del género *Morchella*, pero sus especies son comestibles y de un sabor tan delicado como el de las especies del último género mencionado; no obstante, el consumo de grandes cantidades de algunas especies de *Verpa* produce un ligero efecto tóxico temporal en ciertas personas (ineficiencia o pérdida parcial de la

de la coordinación muscular). Ambos géneros tienen un hábitat semejante al de *Morchella*.

Verpa se caracteriza por presentar ascocarpos con el píleo pequeño, campanulado o cónico truncado (*V. conica*), que semeja un dedal sobre el ápice del estípite, que es largo y hueco. El himenio forra la superficie externa del píleo, que puede ser lisa o algo plegada longitudinalmente. *V. bispora* produce ascas con sólo dos esporas. Las especies que tienen ascas con dos esporas, como esta última, son segregadas por algunos autores en el género *Ptychoverpa*.

En *Disciotis* los apotecios son grandes, sésiles, con un corto estípite, discoidales o cupuliformes, a menudo con venas, rugosidades o pliegues himeniales. *D. venosa* es la única especie del género.

Orden Tuberales (discomicetes hipogeos)

El carácter esencial de los Tuberales es que son hongos completamente hipogeos, pues no sólo su micelio, sino sus ascocarpos, se desarrollan dentro de la tierra, por lo cual no es fácil encontrarlos. Algunas especies son saprobias pero muchas de ellas tienen micelios que forman micorrizas con ciertos árboles.

En el micelio de algunas especies de *Tuber* varios micólogos han observado con bastante claridad conexiones en grapa o gancho, por las cuales se aparean los núcleos, de lo que se concluye que el micelio es de naturaleza dicariótica, como sucede en la dicariofase de los Basidiomycotina.

Los ascocarpos, por lo común globosos, tienen un diámetro de 1 a 4 o más centímetros, y pueden encontrarse cerca de la superficie del suelo o hasta profundidades de 30 cm, aproximadamente.

Debido a que son hipogeos, los estados juveniles de sus fructificaciones no están bien conocidos; asimismo, no se conocen órganos de reproducción ni estados asexuales.

Del orden Tuberales, familia Tuberaceae, el género más conocido y de mayor importancia económica es *Tuber*, cuyos cuerpos fructíferos reciben el nombre de trufas. Su micelio subterráneo está formado de numerosas hifas ramificadas con células pequeñas. Las hifas se extienden en todas direcciones, pero algunas se agrupan paralelamente y a veces constituyen rizomorfos. El micelio forma micorrizas con diversos árboles, especialmente con ciertas especies de encinos (*Quercus*) y hayas (*Fagus*). En diversos sitios del micelio se forman varios ascocarpos (trufas), los que posiblemente inician su desarrollo a partir de células binucleadas; a medida que comienzan a producirse las fructificaciones, estas son rodeadas por hifas estériles que les forman una corteza resistente constituida por un seudoparénquima.

Los ascocarpos o trufas maduros son globosos, de color moreno u oscuro, desde 2 hasta 8 cm de diámetro, semejando mucho a las papas, con la superficie lisa o verrugosa. En su interior se encuentran muchos canales o cámaras sinuosos o ramificados, en cuya superficie está el himenio con paráfisis y ascas que llegan a obturar la luz de dichas cámaras. Las ascas son ovoides o esféricas y contienen menos de ocho ascosporas ovales cuya pared tiene pequeñas prolongaciones que semejan espinas.

Las trufas permanecen cerradas hasta que maduran y las ascosporas quedan libres cuando viene la putrefacción de la corteza; estas son dispersadas por corrientes de agua, insectos hipogeos, lombrices de tierra y especialmente roedores que gustan mucho de las trufas maduras, los que al ser atraídos por el fuerte olor que estas despiden las buscan para comerlas.

De las diferentes especies de trufas, cuatro de ellas: *Tuber melanosporum* (figs. 354-355), *T. aestivum*, *T. brumale* y *T. magnatum*, especialmente las dos primeras, tiene gran valor comercial por su exquisito sabor; estos hongos se emplean especialmente para condimentar diversos alimentos; los gastrónomos y los conocedores del arte culinaria han opinado que constituyen un manjar delicioso. En Italia, y especialmente en Francia, las trufas se localizan por medio de cerdos y, sobre todo, de perros bien adiestrados para tal objeto (perros truferos), los que ayuda de su fino olfato encuentran los lugares donde existen dichos hongos. Las trufas se pueden usar frescas y enlatadas; Francia e Italia hacen un activo comercio con ellas y las envían a diversos países. En México y otros países de América hay varias especies de Tuberales, pero ninguna de ellas tiene el delicado sabor de las trufas europeas.

Los Tuberales comprenden otras tres familias además de la familia Tuberaceae: Elaphomycetaceae, que algunos autores clasifican en la subclase Plectomycetidae debido a que sus representantes forman ascas evanescentes; Geneaceae y Terfeziaceae. Algunos de los géneros y especies más importantes de estas familias son los siguientes.

Elaphomyces (fam. Elaphomycetaceae). No han sido observados órganos sexuales en este género. El ascocarpo es semicarnoso o duro, globoso, totalmente fértil debido a la ausencia de base estéril en el interior del mismo; la parte fértil, llamada **gleba,** está rodeada por un peridio bien definido, duro más o menos grueso. Las ascas están dispersas en la gleba durante el desarrollo de la fructificación cuando la cavidad central, que entonces se forma v que se vuelve alveolada, está forrada por hifas ascógenas que crecen hasta el centro de la fructificación, donde dan origen a grupos de ascas que pronto desaparecen; por ello en la madurez las ascosporas, que son de color moreno oscuro o negro, quedan agrupadas en una masa pulverulenta junto con hifas que constituyen una trama laxa llamada capilicio.

Comprende varias especies. *E. granulatus* presenta ascocarpos hipogeos hasta de 3 cm de diámetro; la superficie externa del peridio es granulosa, amarilla clara o gris amarillenta, en tanto que la superficie interna del mismo es blanquecina; la gleba es alveolada y morena violácea. Esta especie se desarrolla en bosques de encinos y pinos formando micorrizas con estos árboles; puede ser localizada fácilmente cuando se desarrollan sobre sus ascocarpos los hongos del género *Cordyceps* (subclase Pyrenomycetidae), en particular *C. capitata* y *C. ophioglossoides*, debido a que los estromas de estos hongos parásitos sobresalen del suelo.

En Tenango del Valle y otras regiones del volcán Nevado de Toluca, del Estado de México, *E. granula-*

tus recibe los nombres de mundo o gran mundo, por ser el soporte o sostén de los hongos parásitos del género *Cordyceps* antes mencionados, los que son denominados hombrecitos o soldaditos. Los hongos hospedantes y los parásitos, aquí citados, son ingeridos junto con los hongos alucinógenos llamados mujercitas (*Psilocybe muliercula*), en ceremonias rituales típicas de la región indicada.

Genea (fam. Geneaceae). Los ascocarpos son carnosos, céreos, huecos y con una capa himenial bien definida que está cubierta por una envoltura secundaria formada por la fusión de los ápices de las paráfisis. Las ascas son persistentes y contienen ascosporas con la superficie esculpida. Comprende varias especies; algunas de ellas fueron clasificadas antes en los géneros *Myrmecocystis* y *Genabea*. *Genea asperula* sólo ha sido encontrada en bosques del sur de México.

Terfezia (fam. Terfeziaceae). Los ascocarpos son globosos, carnosos y compactos; contienen ascas, con cinco a ocho ascosporas, que no constituyen un himenio típico, pues están dispersas en alvéolos esféricos semejantes a nidos delimitados por venas estériles anastomosadas. *T. leonis*, la llamada trufa de los pobres, es muy apreciada como alimento en la región del Mediterráneo, especialmente en los países árabes, donde recibe los nombres de terfez o terfaz.

Las especies de este género parasitan principalmente plantas de las familias Cistaceae y Plantaginaceae del norte de África y del Cercano Oriente, donde dichas especies de hongos se venden en los mercados, a veces en grandes cantidades.

Otra especie hipogea comestible del norte de África, perteneciente a la misma familia Terfeziaceae, es la denominada gran terfaz blanco, *Tiermania nivea*, la única de su género.

CLASE LABOULBENIOMYCETES

Los Laboulbeniomycetes constituyen una gran clase de hongos periteciales, carentes de micelio verdadero, que viven como ectoparásitos obligados de artrópodos (principalmente insectos, algunos arácnidos y unos pocos miriápodos), correspondientes al orden Laboulbeniales, y como parásitos de ciertas algas rojas marinas, clasificados en un orden recientemente descrito, el de los Spathulosporales.

Orden Laboulbeniales

Este es un gran grupo de especies (más de 1 500) que parecen ser raras porque pasan inadvertidas o son recolectadas con poca frecuencia; no obstante, se encuentran bastante distribuidas en diversos grupos de insectos hospedantes, y sólo en los escarabajos del orden Coleoptera se han descrito más de un centenar de géneros de Laboulbeniales ectoparásitos. Aunque estos hongos no causan daño apreciable a sus hospedantes, no pueden ser considerados como ectocomensales, pues en realidad penetran el exoesqueleto quitinoso y se alimentan de las células epidérmicas vivas que se hallan por debajo, e incluso de la hemolinfa que circula en el hemocele. En varias especies se ha demostrado la formación de haustorios de diversos tipos (bulbosos, ramificados, lobados, etc.) o hasta de un rizomicelio, que mecánica y enzimáticamente afecta los tejidos del animal hospedante para obtener su alimento.

Como los Laboulbeniales forman el **receptáculo** o talo con sus estructuras reproductoras en la superficie de la cutícula de los insectos hospedantes, al mismo tiempo que sus haustorios se desarrollan en el interior de dichos hospedantes, quizá sería mejor considerarlos como organismos **interbióticos** en lugar de ectoparásitos.

El talo, o receptáculo, de los Laboulbeniales es muy simple; se adhiere a la cutícula del hospedante por medio de una célula basal pigmentada de oscuro, llamada **pie**, a partir de la cual se forma el haustorio que penetra hasta los tejidos vivos. Las células del receptáculo están generalmente dispuestas en hileras definidas. El receptáculo lleva apéndices simples o ramificados, y también contiene el peritecio. Los talos pueden ser monoicos (en la mayoría) o dioicos según las especies. Los apéndices pueden ser estériles o formar espermacios externamente sobre los mal llamados anteridios (en realidad son espermogonios) simples o compuestos. Los peritecios están provistos de una hifa o célula tricógina simple o ramificada, que es a la que se adhieren los espermacios durante la reproducción sexual. Las ascas son unitunicadas y generalmente tetrasporadas; las ascosporas son bicelulares, elongadas, más o menos fusiformes y están rodeadas por una cubierta gelatinosa.

Ciclo de vida. Todavía no hay pruebas experimentales de que los Laboulbeniales produzcan conidios. Desafortunadamente, ninguno de estos organismos ha podido ser cultivado en medios artificiales en el laboratorio. Whisler (1968) sólo pudo cultivar *Stigmatomyces ceratophorus* en alas de la mosca *Fannia canicularis*, esterilizadas en autoclave, colocadas en un medio de infusión de corazón agar complementado con triptosa y suero de caballo.

La ascospora, que es bicelular, tiene una célula basal más larga que la célula apical. Cuando la ascospora germina, la célula basal se agranda y desarrolla el pie desde el que crece el haustorio. Esta célula basal se divide varias veces, al igual que la apical, para formar el talo o receptáculo, que eventualmente produce los apéndices. Los apéndices pueden llevar órganos sexuales masculinos de varios tipos (espermogonios fialidiformes), sobre los que, o dentro de los que, se forman diminutos espermacios. En la familia Ceratomycetaceae los espermacios son exógenos, pues se originan de las células de apéndices espermogoniales. En las otras dos familias, Laboulbeniaceae y Peyritschiellaceae, los espermacios se forman dentro de “anteridios” (espermogonios) dispuestos en los apéndices o en el cuerpo principal del receptáculo, y son

liberados a través de un poro en el cuello espermogonial.

El órgano sexual femenino consta de tres células, la terminal correspondiente a la tricógina. El peritecio se desarrolla alrededor de las otras dos células. La célula basal produce las células ascógenas que dan lugar a las ascas dentro del peritecio. En la mayoría de los géneros en los que se ha estudiado el desarrollo, el peritecio crece a expensas de la célula intermedia de las tres células que componen el receptáculo joven. Aun cuando se han encontrado espermacios adheridos a hifas tricóginas, no se han observado plasmogamia y meiosis, pero se supone que se llevan a cabo.

Los Laboulbeniales no son de importancia económica pero sí resultan importantes desde el punto de vista filogenético, pues se piensa que estos organismos tienen muchos caracteres del supuesto ascomicete primitivo ligado a un ancestro entre las rodofíceas. Además, biológicamente son muy interesantes por la marcada especialización del parasitismo que exhiben. La mayoría de las especies no sólo parasitan una especie particular de insecto, sino que se desarrollan únicamente en los individuos de un sexo, y tan sólo en un sitio particular de su cuerpo. Así, algunas especies han sido encontradas en la superficie superior de moscas hembras o en la inferior de moscas machos (lo que parece estar relacionado con los hábitos de apareamiento de estos insectos). Otras especies se restringen a las antenas, a las patas o a los élitros, y en estos casos no es tan fácil determinar su especial preferencia por esos sitios.

La capacidad para germinar sobre un hospedante particular depende de su disponibilidad, así como de sus características físicas y químicas. La distribución geográfica, las preferencias de hábitat y los hábitos de vida son importantes para determinar la ocurrencia de una infección. Las diferencias en los tipos de distribución hospedantes, así como en las características de sus integumentos y hemolinfa, influyen en la modalidad de la infección.

El orden Laboulbeniales comprende tres familias: Ceratomycetaceae, Laboulbeniaceae y Peyritschiellaceae.

A la familia Ceratomycetaceae pertenece el género *Ceratomyces*, con un receptáculo más o menos masivo, multicelular (con 9-60 hileras de células), turbinado, que constituye una depresión distal en forma de taza, bordeada por numerosos apéndices estériles, elongados, con un peritecio pedicelado, y con ramas que llevan espermacios. Este género se presenta en Hydrophilidae (coleópteros acuáticos). Una especie común es *C. mirabilis*.

De la familia Laboulbeniaceae, se pueden mencionar los géneros *Laboulbenia*, *Herpomyces* y *Stigmatomyces*.

Laboulbenia, que crece en diversas especies de varios órdenes de insectos y en unos pocos ácaros, generalmente tiene su receptáculo constituido de cinco células y un peritecio; tiene además un apéndice externo y un apéndice interno, a menudo abundantemente ramificado. La fig. 356 muestra el talo de *L. elongata*. *Herpomyces* es dioico. El talo femenino produce uno o más peritecios sobre ejes secundarios que se originan de un eje primario poco desarrollado; el peritecio presenta nueve hileras de células. El talo masculino forma de dos a muchos espermogonios. Este género se conoce sólo sobre especies de varias familias de cucarachas. *Stigmatomyces* presenta la pared peritecial externa compuesta de hileras verticales de pocas células desiguales, las células periteciales basales con paredes bien desarrolladas, y un apéndice no ramificado que lleva fiálides laterales. Las especies de *Stigmatomyces* viven en muchas especies de moscas de vida libre (Diptera) y en pocas especies de Scydmaenidae y Staphylinidae (Coleoptera).

El género *Peyritschiella*, de la familia Peyritschiellaceae, tiene un receptáculo multicelular, bilateralmente asimétrico; la pila subterminal de células forma un solo espermogonio compuesto cerca del margen externo de un solo lado del receptáculo; la pila superior de células origina uno, generalmente dos, y a veces varios peritecios, así como numerosos apéndices simples, unicelulares, cada uno de ellos sustentado por una pequeña célula. Este género ocurre en especies de Carabidae y Staphylinidae (Coleoptera).

Orden Spathulosporales

Este orden, con la sola familia Spathulosporaceae, fue descrito recientemente (1973) por Kohlmeyer para incluir *Spathulospora phycophila* y otras cuatro especies de *Spathulospora* parásitas de rodofíceas marinas. Las características morfológicas de los miembros de este grupo son similares a las de los Laboulbeniales, excepto que las ascosporas de los primeros son unicelulares en lugar de bicelulares. No se conocen ni el ciclo de vida ni la citología de los Spathulosporales. Con la excepción de *S. phycophila*, las especies de este orden han sido descritas de ejemplares secos de herbario de los hospedantes algales.

Los peritecios de los Spathulosporales tienen paredes gruesas, lanosas o de consistencia de piel, ostíolos y perífisis. En los peritecios de los Laboulbeniales no hay perífisis. Como en los Laboulbeniales, las ascas son delicuescentes y las ascosporas, que son unicelulares, quedan libres en la cavidad del peritecio.

CLASE LOCULOASCOMYCETES

Estos hongos se caracterizan por tener **ascostromas** y **ascas bitunicadas**. La pared del asca consiste en dos capas, la externa o ectoasca, que es gruesa y rígida, y la interna o endoasca, que es delgada y extensible. Al tiempo de la descarga de las ascosporas, el ápice de la ectoasca se rompe y la endoasca sale extendiéndose a una longitud equivalente a dos o tres veces la de la ectoasca. El ascocarpo se denomina ascostroma porque se inicia como un estroma prosenquimatoso o seudoparenquimatoso, en el que se for-

Figuras 345-355. Euascomycetes.

345-353, 355. Apotecios de diversas especies.

345. *Otidea concina*, x 0.5. **346.** *Helvella elastica*, x l. **347.** *H. lacunosa*, x l. **348.** De izquierda a derecha, *Morchella esculenta*, *M. conica* y *M. rotunda*, x 0.3. **349.** *M. esculenta*, x 0.5. **350.** *M. rotunda*, x 0.5. **351.** *Pseudopeziza medicaginis*; sección longitudinal de un apotecio parasitando una hoja de alfalfa, x 500. **352.** *Leotia lubrica*, x 1. **353.** *Rhytisma acerinum*; sección longitudinal de un apotecio parasitando una hoja de arce, x 500. **354.** *Tuber melanosporum*; asca tetrasporada, x 1000. **355.** *T. melanosporum*, x 0.5.

Figuras 356-364. Laboulbeniomycetes - Loculoascomycetes.

356. Talo de *Laboulbenia elongata*, x 155. **357.** Sección transversal de un ascostroma multilocular de *Myriangium* sp., mostrando la zona cortical del estroma constituida por un tejido más denso y con múltiples lóculos conteniendo ascas con ascosporas, x 100. **358-360.** Estructuras de *Sporormiella australis*. **358.** Asca bitunicada sin expandir, x 1200. **359.** Asca bitunicada en expansión. La flecha señala el punto distal de la ectoasca y el basal de la endoasca; esta última contiene las ascosporas, x 610. **360.** Ascospora tetracelular, x 1200. **361.** Sección longitudinal de un seudotecio (ascostroma unilocular peritecioide) de *Venturia inaequalis* parasitando los tejidos de una hoja de manzano, x 400. **362.** Sección longitudinal de un acérvulo de *V. inaequalis* (fase asexual, correspondiente a *Spilocaea pomi*) parasitando una hoja de manzano, x 500. **363.** Asca bitunicada sin expandir de *Leptosphaerulina arachidicola*, x 1000. **364.** Asca bitunicada de la misma especie. La flecha señala el punto de expansión de la endoasca, la cual contiene las ascosporas, x 1000.


345

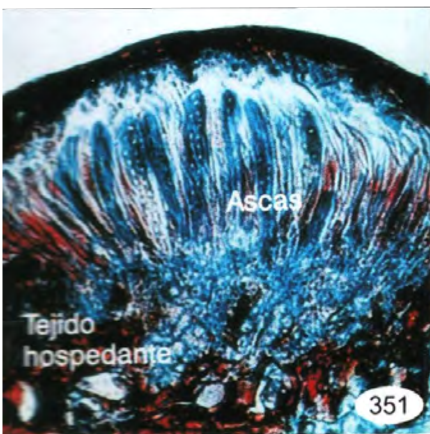

Píleo
346


348

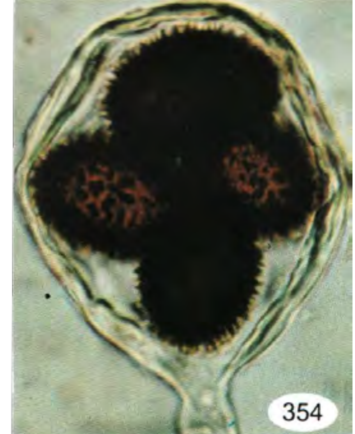

347

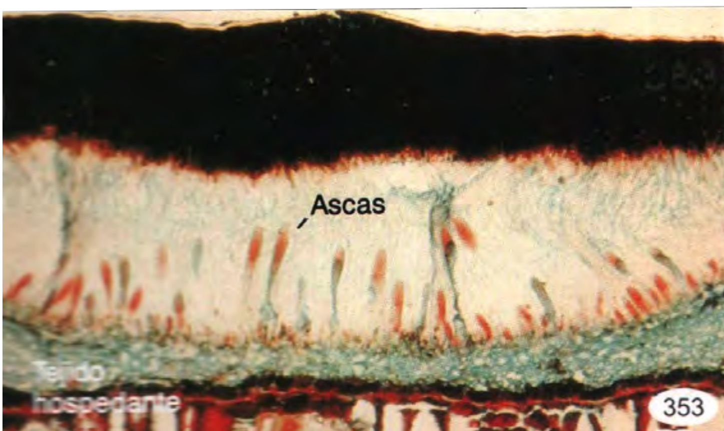

349


350


Ascas
Tejido
hospedante
351


352

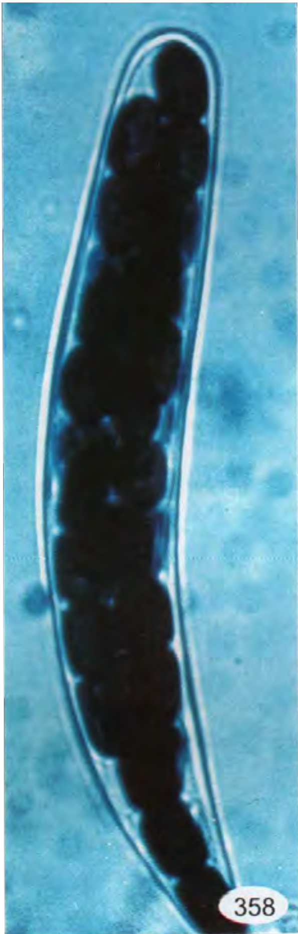

354

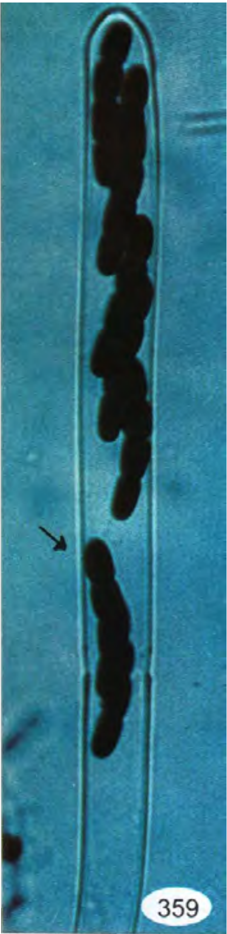

Ascas
Tejido
hospedante
353

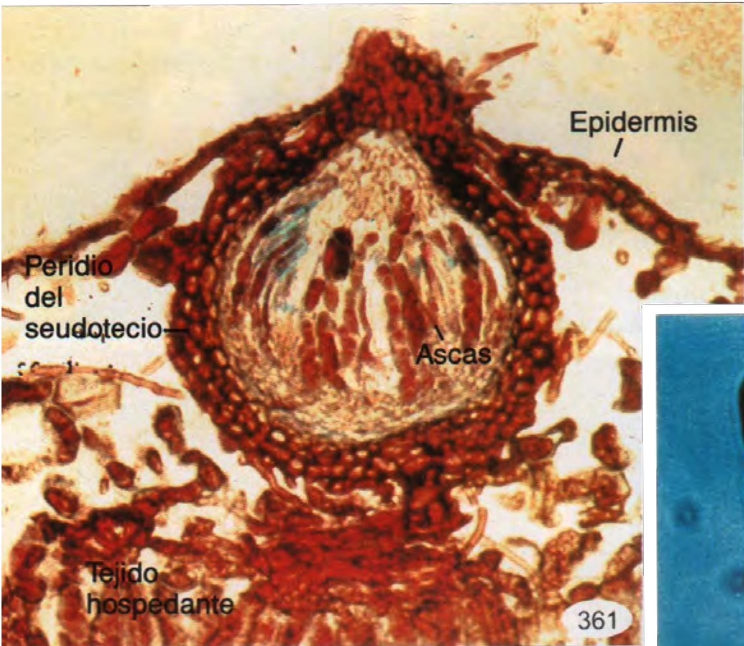

355


Apéndice
Peritecio
Célula pie
356

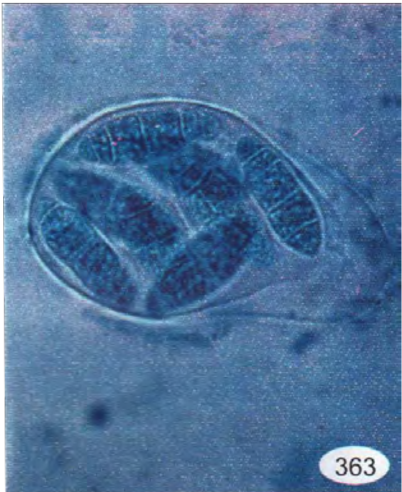

Estroma
Lóculos
Ascas
357

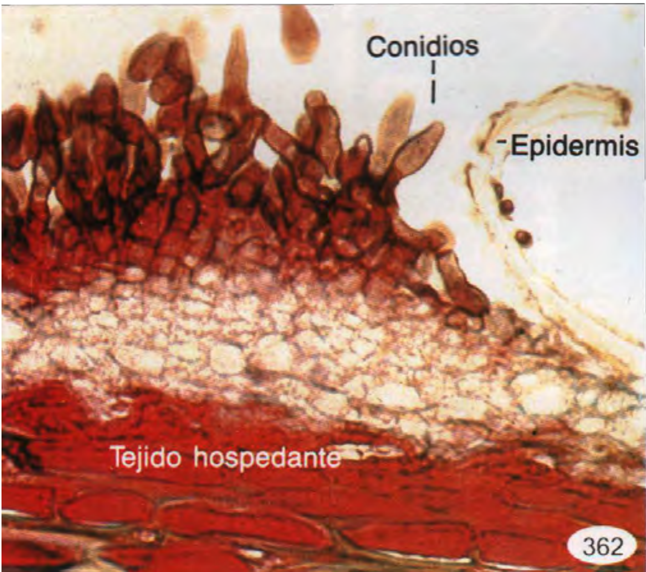

358


359


Epidermis
Peridio del seudotecio
Ascas
Tejido hospedante
361


360


363


Conidios
Epidermis
Tejido hospedante
362


364

man uno (**ascostroma unilocular**) o varios lóculos (**ascostroma plurilocular**). En estos lóculos o cavidades se diferencia el sistema ascógeno después de que se realiza la reproducción sexual. Se conocen diversas maneras de plasmogamia (contacto gametangial, espermatización y somatogamia), aunque hay especies que se desarrollan apogámicamente.

Cuando el ascostroma es unilocular se llama **seudoperitecio** o **seudotecio**, que es muy semejante morfológicamente a los peritecios de los pirenomicetes (Euascomycetes), aunque se puede distinguir por su desarrollo ascolocular y por sus ascas bitunicadas.

Tanto en los ascostromas uniloculares como en los multiloculares, las ascas se encuentran rodeadas por el tejido del estroma, que permanece después de que se forma el lóculo o los lóculos ascígeros, pero no existe una pared definida, independiente del tejido estromático.

En la mayoría de los Loculoascomycetes, las ascosporas son multicelulares (con septos transversales únicamente, o con septos transversales y longitudinales), hialinas o morenas, y son expelidas con fuerza a través de un ostiolo forrado con perífisis.

Los Loculoascomycetes se dividen en cinco órdenes: Myriangiales, Pleosporales, Dothideales, Hysteriales y Hemisphaeriales (= Microthyriales).

Orden Myriangiales

Los Myriangiales tienen típicas ascas globosas, de pared gruesa, que se desarrollan individualmente en lóculos uniascales, separados por tejido escromático seudoparenquimatoso, que se puede desintegrar en la madurez. Los lóculos pueden estar distribuidos en varios niveles o formar una sola capa irregular en la porción fértil del ascostroma. En los Myriangiales el tipo de centro del ascocarpo (reconocido como el tipo *Elsinoe*) se caracteriza porque las hifas ascógenas que se desarrollan del ascogonio se extienden en el estroma y producen ascas individuales. Alrededor de cada asca se origina un lóculo. Los lóculos uniascales están por tanto esparcidos, aunque se pueden localizar en una capa fértil diferenciada en el estroma.

Estos hongos son principalmente tropicales o subtropicales, aunque hay algunas especies de *Elsinoe* y *Myriangium* que ocurren en regiones templadas. Viven como epífitos o parásitos sobre hongos superficiales o insectos escama que se encuentran sobre hojas y tallos de plantas vivas. El orden tiene cuatro familias, de las que aquí sólo se mencionan dos: Myriangiaceae y Saccardinulaceae.

Entre los miembros de la familia Myriangiaceae se hallan *Myriangium* y *Elsinoe*. El primer género comprende especies que generalmente parasitan insectos escama; tiene un ascostroma pulvinado complejo, compuesto de una porción interna estéril y una externa fértil, que es la que tiene los lóculos ascígeros (fig. 357). Algunas especies de *Myriangium* parasitan plantas monocotiledóneas, como *M. bambusae*, que es un patógeno común del bambú cultivado. El género *Elsinoe* incluye varios fitopatógenos importantes, como *E. fawcetii*, que causa la roña de los cítricos; *E. ampelina*, que produce la antracnosis de la vid (*Vitis*); *E. perseae*, que ataca el árbol del aguacate (*Persea*), y *E. veneta*, que ocasiona la antracnosis de las plantas de frambuesa (*Rubus*). Todas las especies de *Elsinoe* descritas hasta ahora tienen el mismo tipo general de estado conidial, el cual pertenece al género *Sphaceloma* (Melanconiales).

A la familia Saccardinulaceae pertenece la especie tropical *Piedraia hortai*, el agente causal de la piedra negra del hombre y de ciertos primates (ver capítulo 14: Hongos patógenos del hombre). Las especies de esta familia son parásitas especializadas ya sea de pelos de hojas de plantas o de pelos de humanos y de animales, en los que desarrollan pequeños ascostromas. Las ascas son globosas y se forman en lóculos dispuestos en una sola capa irregular en el ascostroma. Las ascosporas son elongadas, con ambos extremos adelgazados, que terminan en una extensión filiforme.

Orden Pleosporales

Los Pleosporales contienen la mayor parte de los Loculoascomycetes comunes; se caracterizan por tener un centro tipo *Pleospora*, en el que las ascas se desarrollan entre seudoparáfisis, creciendo hacia arriba entre ellos. Estos hongos son ascostromáticos con seudotecios peritecioides o con estromas pulvinados multiloculares. Las ascosporas son frecuentemente septadas (fragmosporas o dictiosporas). Comúnmente ocurren en restos vegetales, como hojas y ramas muertas, aunque también viven como parásitos en hojas y tallos verdes, o como saprobios en estiércol.

Los Pleosporales comprenden las familias Sporormiaceae, Pleosporaceae y Venturiaceae.

Los Sporormiaceae son hongos coprófilos, con seudotecios peritecioides, ostiolados, que contienen ascas cilíndricas con ascosporas muy oscuras, uni o multiseptadas, rodeadas de una cubierta gelatinosa y provistas de un poro o de una hendidura germinal. *Sporormia fimetaria* es la especie más ampliamente distribuida. *Sporormiella australis* (fig. 358-360) también es una especie común; sus ascosporas tienen tres septos transversales.

Los Pleosporaceae viven principalmente en madera, en tallos herbáceos muertos, y como parásitos de líquenes. Forman seudotecios con ascosporas de tipo muriforme dentro de ascas claviformes, con una estructura basal en forma de garra. Las ascosporas carecen de poro o de hendidura germinal.

El género mejor conocido de los 60 descritos es *Pleospora*, con su estado conidial en *Stemphylium*, un dematiáceo (Moniliales). Otros dos géneros importantes son *Pyrenophora* y *Cochliobolus* (con sus estados asexuales en *Drechslera* y *Bipolaris*, respectivamente, ambos dematiáceos), los que comprenden varias especies parásitas de gramíneas. Además, es de interés en fitopatología el género *Leptosphaeria*. *L. avenaria* produce la erupción o roña de la avena, y *L. maculans*, cuyo anamorfo es *Phoma lingani* (Sphaeropsidales), causa la pudrición seca del nabo y el cáncer de las crucíferas.

Las especies de la familia Venturiaceae son parásitas de plantas, que producen sus ascostromas sub-

epidérmica o subcuticularmente. Con frecuencia se forman conidióforos en acérvulos errumpentes a partir de estos estromas. Los ascostromas varían según los géneros y las especies. Algunos son glabros, pero la mayoría tiene cerdas o pelos, particularmente alrededor del poro que se forma por disolución al madurar las ascas del centro. No obstante, este carácter no está constantemente presente, incluso en una misma especie. Cuando se forma el poro en el ascostroma, las seudoparáfisis absorben agua, se gelatinizan y llenan dicho poro. Las ascosporas tienen pared delgada y lisa y son bicelulares, ovoides y elipsoides; primero son hialinas o verde-pálidas pero al madurar se tornan verde-oscuras o moreno-oscuras.

El género *Venturia* es el más grande e importante de esta familia. Incluye varias especies fitopatógenas, como *V. inaequalis* (figs. 361-362), el agente causal de la roña del peral, y *V. cerasi*, que ataca los cerezos.

V. inaequalis parasita hojas, flores y frutos de manzano (*Pyrus malus*), tejocote (*Crataegus mexicana*) y varios ornamentales del género *Malus*. Es una especie heterotálica que se encuentra distribuida en todas las regiones del mundo donde se cultivan estas plantas. La infección primaria es ocasionada en la primavera por las ascosporas liberadas de los ascostromas que se hallan en hojas caídas en el suelo, con parasitosis del año anterior. El micelio se desarrolla en las yemas foliares, se extiende por los tejidos de la planta y forma un delgado estroma subcuticular. Pocos días después de la infección, se producen numerosos conidióforos cortos en acérvulos (correspondientes a la especie *Spilocaea pomi*, de los Melanconiales) que atraviesan la cutícula y liberan conidios (fialosporas producidas en fiálides anilladas) en forma de flama característicos (fig. 362), que efectúan infecciones secundarias desde la primavera hasta el verano. Cuando las hojas mueren y caen al suelo, se desarrollan ascogonios y anteridios, que al unirse dan lugar a los ascostromas con ascas y ascosporas. Las ascosporas son bicelulares, amarillentas, con la célula superior más pequeña y un poco más ancha que la inferior. El tamaño desigual de las dos células de la ascospora da el nombre a la especie, aunque otras especies de *Venturia* también pueden presentar el mismo tipo de ascosporas.

Como medidas preventivas se usan el caldo bordelés y el polisulfuro de calcio, aplicados antes y durante la germinación de las ascosporas, así como la poda de los árboles y la quema de las partes infectadas.

Otro género importante es *Apiosporina* (= *Dibotryon*), caracterizado por sus seudotecios muy oscuros y densamente agrupados sobre un extenso micelio superficial que se desarrolla sobre los tejidos hipertrofiados de la planta hospedante; las ascosporas presentan un septo cerca del extremo inferior. *A. morbosa* (= *D. morbosum*) es el agente causal de una enfermedad del ciruelo (*Prunus*) y de otros árboles frutales relacionados, conocida como agalla negra (lagartija en México), llamada así por el aspecto que presentan las masas lobuladas y ennegrecidas que forma el hongo en ramas y tallos infectados, y que corresponden a los ascostromas multiloculares. El estado conidial de este hongo es *Cladosporium morbosum*, un dematiáceo (Hyphomycetes).

Orden Dothideales

Este orden se distingue por su tipo de centro, en el que los lóculos se delimitan alrededor de los ascogonios, y las ascas, que se originan en un solo punto, se abren paso entre el seudoparénquima, al que van disolviendo para formar el lóculo, a medida que se expanden como un abanico. Después se puede formar un poro en el estroma que está sobre las ascas, o bien se desarrolla un ostíolo con perífisis. En este tipo de centro (llamado tipo *Dothidea*) no existen hifas estériles de ningún tipo entre las ascas. El ascostroma puede ser unilocular o peritecioide, y multilocular. Las ascas son de pequeñas o obclavadas a cilíndricas cortas.

Los Dothideales son principalmente tropicales, pero también hay especies que se distribuyen ampliamente en zonas templadas. Son muy comunes sobre hojas y ramas muertas. Se reconocen ocho familias, de las que se mencionan sólo cuatro: Dothideaceae, Capnodiaceae, Pseudosphaeriaceae y Dothioraceae

La familia Dothideaceae es muy grande. Por ejemplo, sólo en el género *Mycosphaerella* se conocen más de 1 000 especies. Estos hongos forman seudotecios peritecioides ostiolados, ya sea inmersos o errumpentes en los tejidos del hospedante o del estroma. Los ostiolos están generalmente tapizados con perífisis. Aunque la mayoría de las especies son saprobias, muchas otras son parásitas de plantas de importancia económica. Algunos ejemplos son *M. musicola* y *M. fijiensis* var. *diformis*, los agentes etiológicos de las destructivas sigatokas del plátano, llamadas chamuscos en México; *M. fragariae*, que causa la mancha foliar de la fresa, y *M. tulipiferae*, que ataca los tulipanes. Los seudotecios de *Mycosphaerella* son pequeños, separados e inmersos en los tejidos hospedantes, generalmente en hojas muertas. Las ascosporas son hialinas o moreno-claras y tienen un septo cerca de la parte media. Los estados conidiales varían según las especies; algunas producen conidios en conidióforos libres, correspondientes al género *Cercospora* (*M. musicola* y *M. fijiensis* var. *diformis*); otras lo hacen en picnidios o en acérvulos, y otras no producen conidios. En muchas especies la plasmogamia se realiza por medio de espermatización.

Otro género importante de la familia Dothideaceae es *Guignardia*, que difiere de *Mycosphaerella* en que las dos células de sus ascosporas son muy desiguales en tamaño, y en que los ostíolos de sus seudotecios carecen de perífisis. Todas las especies de *Guignardia* tienen estados imperfectos picnidiales. *G. bidwellii* ataca la vid, y otras especies del género son parásitas de algas marinas.

Las especies de la familia Capnodiaceae son las llamadas fumaginas; son hongos epífitos que viven en los exudados azucarados de insectos parásitos de diversas plantas. Son comunes, por ejemplo, en cítricos. El micelio epífito forma una capa esponjosa oscura y densa que reduce la cantidad de luz que llega a la superficie de las plantas. Las hifas son oscuras,

con una septación distintiva en especies particulares. Los ascostromas son seudotecios, que pueden ser o no setosos, y los estados imperfectos son picnidiales. Entre los géneros más conocidos están *Archaetobotrys*, con seudotecios globosos, glabros y sésiles; *Capnodium*, con seudotecios glabros o provistos de crecimientos hifales; y *Limacinia*, con seudotecios semejantes a los de *Capnodium*, pero a veces pedicelados o sobre sinemas aglutinados.

La familia Pseudosphaeriaceae es relativamente pequeña; sus miembros poseen seudotecios peritecioides, inmersos, con pocas ascas clavadas. Son comunes las especies del género *Leptosphaerulina*, con seudotecios en hojas y tallos muertos; presentan ascosporas hialinas, con septos transversales y longitudinales. *L. arachidicola* crece en el cacahuate (figs. 363-364).

En la familia Dothioraceae las ascas forman una empalizada compacta, que queda expuesta cuando la parte superior del seudotecio se rompe y se torna negra, lo que le da al ascocarpo maduro una apariencia apotecioide. Entre los géneros aceptados están *Bagnisiella*, con seudotecios errumpentes y pulvinados, sobre tallos muertos, y *Endodothiora*, con seudotecios inmersos en los estromas del hongo *Dothidea collecta* (Dothideaceae) al que parasita.

Orden Hysteriales

En este orden los seudotecios son carbonáceos y presentan la forma de lancha, aunque hay algunos lineares, a veces ramificados. Este tipo de ascostroma se denomina histerotecio, que es muy similar al que producen las especies de Hypodermataceae (Discomycetidae) pero, a diferencia de estas últimas, en su interior contiene ascas cilíndricas bitunicadas, entremezcladas con seudoparáfisis. Al madurar, el histerotecio se abre por una hendidura longitudinal y se vuelve apotecioide cuando se humedece (**dehiscencia** longitudinal).

Algunas formas de Hysteriales, que presentan seudotecios similares a los descritos, forman talos liquénicos y se clasifican en las familias Arthoniaceae y Opegraphaceae. En la primera, la simbiosis con algas resulta en la formación de talos crustosos, los que presentan seudotecios carentes de excípulo, y las ascas forman sólo una capa embebida en ciertas áreas fértiles del talo, que tienen una forma irregularmente redondeada a estrellada. A esta familia pertenecen los géneros *Stirtonia*, *Arthonia*, *Cryptothecia* y *Arthothelium*. En la familia Opegraphaceae, el talo liquénico es crustoso o raramente fruticuloso, y los seudotecios, que presentan un excípulo bien desarrollado, son elípticos a lineares (redondeados en algunas especies de *Roccella*). Además de *Roccella* (que algunos consideran en la familia Roccellaceae), a esta familia pertenecen los géneros *Chiodecton*, *Helminthocarpon*, *Mazosia*, *Opegrapha* y *Enterographa*.

La familia Hysteriaceae incluye formas saprobias en madera y ramas de árboles, con seudotecios negros, carbonáceos, parcialmente inmersos en la base, superficiales o sobre un subículo. Dentro de esta familia se distinguen tres tipos de histerotecios: elongados, más anchos que altos, representados por los géneros *Glonium* (con ascosporas uniseptadas), *Hysterium* (con ascosporas pluriseptadas) e *Hysterographium* (con ascosporas tipo dictiosporas); de forma de concha de molusco o de cuña, como los de *Lophium* (con ascosporas filiformes) y *Mytilidion* (con ascosporas pluriseptadas), y de forma estrellada, como en *Actidium* (con ascosporas uniseptadas).

Orden Hemisphaeriales

Este orden, también llamado Microthyriales, comprende un gran número de Loculoascomycetes con ascocarpos pequeños, muy aplanados, en forma de escudo, **dimidiados** (semidiscoidales), que se desarrollan superficialmente, o a veces subcuticularmente. El lóculo o los lóculos ascígeros del ascostroma maduro están cubiertos por una estructura llamada **escutelo**, que se origina por diferenciación de la superficie superior del estroma. La mayoría de las especies son tropicales o subtropicales, aunque algunas son comunes en regiones templadas. Viven principalmente sobre hojas vivas, tallos jóvenes y, ocasionalmente, sobre frutos, como hiperparásitos sobre hongos superficiales, como ectocomensales que aparentemente crecen en los exudados liberados por las plantas a través de la cutícula y de los estomas, y como parásitos. Algunos de los parásitos causan necrosis de los tejidos vegetales y producen sus ascocarpos sobre los tejidos muertos.

El micelio puede ser completamente superficial y formar redes oscuras de hifas, bandas o placas de hifas paralelas o radiales. Es menos común el micelio hialino e inconspicuo. Las formas parásitas producen hifopodios similares a los de *Meliola* (Meliolales) y pueden enviar haustorios dentro de las células hospedantes, o el micelio puede ser parcial o enteramente endobiótico.

Los ascocarpos son generalmente orbiculares a elongados, casi microscópicos. Las ascas son globosas a cilíndricas y la mayoría de las especies tienen ascosporas uniseptadas; algunas familias presentan ascosporas multiseptadas.

Se reconoce una gran cantidad de géneros, que reflejan las muchas variaciones en las relaciones con el sustrato, presencia o ausencia de hifopodios y otros caracteres. Entre los géneros: *Microthyrium* y *Dothidella* (fam. Microthyriaceae), *Trichopeltum* (fam. Trichopeltinaceae), *Munkiella* y *Vizella* (fam. Munkiellaceae), *Micropeltis* (fam. Micropeltidaceae), *Asterina* (fam. Asterinaceae), *Aulographum* (fam. Aulographaceae), *Brefeldiella* (fam. Brefeldiellaceae), *Parmularia* (fam. Parmulariaceae), *Stephanotheca* (fam. Stephanothecaceae), *Schizothyrium* (fam. Schizothyriaceae) y *Leptopeltis* (fam. Leptopeltidaceae).

Una de las especies más importantes es *Dothidella ulei*, que ocasiona la mancha sudamericana de la hoja del hule (*Hevea brasiliensis*), una de las parasitosis más destructivas del árbol del hule. Al principio, se manifiesta en la superficie de las hojas jóvenes como manchas de color olivo o verde oscuro, con bordes irregulares y de aspecto aterciopelado; después, los bordes de las hojas se enrollan, toman un color oscuro y se

caen de sus pecíolos. En las hojas infectadas, primero se forman conidios en conidióforos libres, después en picnidios, y más tarde aparecen los ascostromas aplanados, con múltiples lóculos ascígeros. Entre las medidas seguidas para controlar la enfermedad se hallan el uso de injertos de clones de variedades resistentes y las aplicaciones de caldo bordelés.

Capítulo 9

División Eumycota, IV

Subdivisión Basidiomycotina. Basidiomicetes

CARACTERES GENERALES

Todos los hongos incluidos en esta subdivisión de los Eumycota, en alguna de las fases de su ciclo biológico, forman esporas de origen sexual llamadas **basidiosporas** sobre células especializadas que se conocen con el nombre de **basidios**. Las basidiosporas, a veces denominadas también **esporidios**, se producen en alguna zona externa del basidio, en diverso número, pero según las especies, casi siempre cada basidio engendra cuatro basidiosporas en su zona apical, las cuales son expulsadas con violencia, por lo que corresponden al tipo de las **balistosporas**. Lo más común es que los basidios se encuentren organizados en un himenio que se localiza en determinada región de una fructificación más o menos compleja, y a veces muy conspicua, además con frecuencia vistosa, que corresponde al aparato esporífero o **basidiocarpo**.

Estos hongos, en su mayoría, se desarrollan formando un micelio macroscópico, constituido por hifas macroscópicas tabicadas, siendo los tabiques que separan a las células que constituyen a dichas hifas generalmente de estructura compleja debido a la presencia de un poro característico y exclusivo de este grupo de hongos, aun cuando algunos miembros del mismo, como los del orden Uredinales, lo presentan simple. Estos septos de poro complejo reciben el nombre de **doliporos**. Además, es frecuente que las hifas formen estructuras llamadas **conexiones en grapa** o **fíbulas**, que son conexiones a manera de puente entre dos células vecinas de la misma hifa, y que también se presentan, generalmente, en la base del basidio. A su vez, la presencia de septos doliporos y de fíbulas ha sido relacionada con las fases biológicas en que los micelios tienen células con dos núcleos capaces de complementarse genéticamente. A los micelios que tienen esta característica se les llama **dicariónticos**.

Tienen una fase vegetativa y una o varias fases de reproducción. La reproducción puede ser asexual y sexual, predominando o alternando una con respecto a la otra.

Quedan incluidos aquí los hongos denominados comúnmente royas y carbones, los gelatinosos, las setas y hongos en sombrilla, los hongos en clava y repisa, y los bejines, que comprenden los hongos en bola y las estrellas de tierra; además, los apestosos, los nidos de pájaro, ciertos hongos parásitos de insectos y algunos levaduriformes. A todos estos, en conjunto, se les puede llamar basidiomicotinos o basidiomicetes, estudiados desde principios del siglo pasado por Persoon y Fries.

MORFOLOGÍA, ESTRUCTURA Y REPRODUCCIÓN

Fase vegetativa. Las estructuras somáticas características de esta fase son los micelios que, a su vez, están constituidos por hifas. Por otra parte, los micelios y las hifas pueden formar estructuras somáticas especializadas corno haustorios, rizomorfos y esclerocios, ya estudiadas en el capítulo sobre la morfología general de los hongos de la división Eumycota. Los **basidiomicetes**, durante su ciclo biológico, generalmente pasan por tres fases de desarrollo de su micelio que corresponden a tres tipos de micelio: el primario, el secundario y el terciario; este último es característico de la fase de reproducción sexual de los hongos y deriva del micelio secundario, que se organiza en tejidos especializados para formar fructificaciones.

El micelio primario, por lo común, se origina de la germinación de una basidiospora y está constituido por hifas de células generalmente uninucleadas o **monocariónticas** y haploides; no obstante, en algunas especies, este micelio puede tener células multinucleadas en la etapa inicial y sólo en etapas avanzadas de su desarrollo presenta un núcleo haploide por célula.

El micelio secundario deriva del primario y está constituido por hifas de células binucleadas o dichariónticas. La dicariotización de las células del micelio

primario se inicia mediante la anastomosis de células con genes compatibles, monocariónticas y haploides, cuando se efectúa plasmogamia sin que haya cariogamia, ya sea que el antecedente haya sido una espermatización, como en las royas, o una somatogamia, que es lo que sucede con más frecuencia. La célula binucleada, una vez que se forma, es la base del desarrollo de este micelio, también llamado micelio dicariótico o dicarionte, característico de los basidiomicotinos o basidiomicetes, en el cual todas las células se mantienen binucleadas, durante una larga fase del ciclo biológico, mediante la división conjugada o simultánea de los dos núcleos iniciales y la distribución de los pares de núcleos hermanos compatibles o dicáriones en las células hijas.

La fase dicariótica del micelio se establece: l] Mediante la formación de una rama de la célula binucleada inicial, a la cual emigra el dicario o dicarion, siendo dicha rama la que da origen al micelio secundario. 2] Mediante el fenómeno de Buller, el cual consiste en el hecho de que un micelio monocariótico puede ser dicariotizado si se desarrolla junto a un micelio dicariótico de la misma especie, aun cuando sea un pequeño fragmento de este, debido a la formación de anastomosis entre ambos micelios. La dicariotización de dos micelios monocariónticos puede ocurrir a partir de una célula dicariótica inicial resultante de la anastomosis de dichos micelios: los dos núcleos compatibles de la célula dicariótica inicial se dividen simultáneamente y cada núcleo hijo emigra a una célula vecina a través del poro del tabique que, en este caso, es un poro sencillo por tratarse de micelios monocariónticos, de manera que el núcleo proveniente del micelio 1 pasa a la célula más cercana del micelio 2 y el núcleo originario del micelio 2 pasa a la célula adyacente del micelio 1; los núcleos emigrantes se dividen numerosas veces hasta que invaden totalmente a los micelios receptores y estos quedan dicariotizados de manera homogénea. 3] Mediante la reducción de núcleos en cada célula a través de las sucesivas divisiones celulares del micelio primario multinucleado, de manera que las células que van a formar los basidios son ya dicariónticas. Este tipo de dicariotización parece ser poco frecuente; ha sido registrado en algunos hongos del grupo de los gelatinosos.

En el micelio secundario, y también en el terciario, derivado de este, la mayoría de las especies mantiene la estabilidad dicariótica de las células por el mecanismo de formación de fíbulas o conexiones en grapa, estructuras que tienen su paralelo en los ganchos o uncínulos de las hifas ascógenas de los Ascomycotina de la clase de los Euascomycetes. Algunos autores piensan que fíbulas y uncínulos son estructuras homólogas, considerando que los grupos que las presentan tienen un origen común; otros autores estiman que se originaron en forma independiente y, por tanto, son estructuras análogas. El mencionado mecanismo funciona de la manera siguiente: se forma un divertículo o pequeño brote en la célula dicariótica que está por dividirse, entre los núcleos 1 y 2, el cual se encorva a manera de gancho. Al mismo tiempo, ambos núcleos se dividen, orientándose una de las divisiones igual que el eje longitudinal de la célula, en tanto que la otra división tiene, en relación con este, una orientación oblicua, y uno de los núcleos hijos que resultan de la misma queda situado en el divertículo que formará la fíbula. Según esto, se forman cuatro núcleos, que pueden ser denominados 1, 1′, 2 y 2′. Por otra parte, el divertículo o gancho antes citado se conecta con la célula por su extremo libre formando una anastomosis que establece un puente que permite el paso de uno de los núcleos hijos del dicarion, de manera que dicho núcleo pasa al otro extremo de la célula y se coloca junto a uno de los núcleos hijos procedentes de la otra división.

Este fenómeno facilita el apareamiento de los núcleos provenientes de diferentes progenitores, los cuales son compatibles. Al final del proceso se forman dos tabiques, uno que divide a la célula madre en sentido transversal por debajo del divertículo anastomosado y otro en la base donde este se originó; de esta manera se completa la formación de la fíbula y queda un par de núcleos compatibles, ya sea el par 1, 2, o el par l′, 2′, en cada una de las dos células hijas.

Estructura de las hijas. Las hifas son microscópicas y tabicadas, tanto en la fase vegetativa como en las de reproducción asexual y sexual de los Basidiomycotina.

Las hifas tienen paredes constituidas, principalmente, por quitina y hemicelulosas (glucanas y mananas) y contienen uno, dos o varios núcleos. Los septos o tabiques que presentan pueden tener una perforación simple como en los Ascomycotina, o bien, pueden ser doliporos. Este último tipo de septo, como se indicó, es característico de los micelios secundario y terciario de los Basidiomycotina, con excepción de las royas (Uredinales), que siempre lo presentan simple.

El septo doliporo, según datos derivados de microscopía electrónica, es un tabique transversal engrosado en la parte media de la hifa formando un anillo que rodea un poro central cuyo conducto, abierto en ambos extremos, tiene forma de barril (fig. 437). En ambos lados del septo se dispone una doble membrana curva, y a veces perforada a manera de criba (hasta con 20-50 poros diminutos), que cubre el poro central y el anillo. Estas membranas, por su forma, reciben el nombre de cápsulas o tapas del poro septal, y también el de **parentesomas**, debido a que semejan un paréntesis, a uno y otro lado del poro central, cuando son observadas en sección.

Fase de reproducción asexual. En muchos basidiomicetes no se conoce o es poco importante este tipo de reproducción; no obstante, en un gran número de ellos, es común la formación de yemas, artrosporas, oídios y conidios. También puede presentarse la multiplicación vegetativa por fragmentación del micelio o por reproducción de **bulbilos** o **bulbillos** y **esclerocios**.

La gemación es común en los basidiomicetes levaduriformes del orden Tremellales (fam. Sporobolomycetaceae), y en algunos del orden Ustilaginales (fam. Ustilaginaceae), denominados comúnmente carbones.

La formación de artrosporas y **oídios** (talosporas) es frecuente en el grupo que aquí se estudia. En ocasiones, los oídios son producidos sobre **oidióforos**

bien definidos, como ha sido demostrado en algunos hongos del orden Agaricales (*Coprinus*). Estos tipos de esporas pueden germinar directamente, una vez que quedan libres al desarticularse la hifa que les da origen, pero en ocasiones funcionan como espermacios, o elementos de reproducción sexual capaces de unirse a hifas somáticas receptivas.

En los hongos del orden Uredinales, que se conocen con el nombre común de royas, los conidios de los tipos de las eciosporas o ecidiosporas y de las uredosporas son las principales formas de dispersión.

La multiplicación vegetativa por fragmentación de los micelios puede efectuarse por agentes mecánicos o mediante la intervención de diversos animales (insectos, gusanos, mamíferos) que intervienen en la dispersión de los micelios. Es notable el caso de las hormigas cultivadoras de hongos que propagan fragmentos de micelios en sus hormigueros. La formación de bulbilos o bulbillos ocasionalmente se presenta en algunos hongos de los órdenes Agaricales y Hymenogastrales, cuyas fructificaciones tienen láminas que se desintegran en fragmentos redondeados que funcionan como yemas, fenómeno al que se le ha denominado bulbilosis; esto sucede, por ejemplo, en *Rhacophyllus lilacinus*, un hongo de Ceilán, ya citado en este libro, cuya fructificación produce láminas constituidas por bulbilos biconvexos. También ciertos representantes del orden Aphyllophorales, como varias especies del género *Corticium*, forman bulbilos; además estos son capaces de resistir la desecación; por esta capacidad de resistencia, algunos autores consideran a los bulbilos como una modalidad de esclerocios. La producción de esclerocios es frecuente en hongos del orden Tremellales, como *Tulasnella*, *Thanatephorus* y *Ceratobasidium*. Son notables los esclerocios de ciertos hongos del orden Aphyllophorales como los de *Polyporus mylittae* de Australia, que pueden medir hasta 30 cm de diámetro y su peso llega a ser de uno a varios kilogramos, o como los esclerocios de *Poria cocos* (fig. 444). Los esclerocios y algunos tipos de bulbilos son fundamentalmente estructuras de resistencia, pero también funcionan como propágulos; permiten entonces tanto la supervivencia como la propagación de los micelios.

Varios hongos que habían sido clasificados dentro de los Deuteromycotina u hongos imperfectos sólo corresponden a las fases asexuales de los Basidiomycotina. Tal es el caso de *Rhizoctonia solani*, cuya fase sexual o perfecta es *Thanatephorus cucumeris*. Otros casos serán citados al tratar de cada uno de los grupos de basidiomicetes y de los ejemplos correspondientes.

Fase de reproducción sexual. Todos los hongos incluidos en este grupo presentan, en algún momento de su ciclo biológico, dos fenómenos que son fundamentales en el proceso de reproducción sexual: la plasmogamia y la cariogamia; entre ambos puede haber una larga etapa de vida vegetativa que corresponde a la dicariofase, muy característica de los basidiomicetes. En estos, por lo común, una vez que se efectúa la cariogamia en una célula dicarióntica especializada que recibe el nombre de basidio, se presenta la meiosis en la misma, formándose cuatro núcleos que emigran a sendas yemas del basidio; posteriormente se produce, de cada uno de estos brotes, una espora exógena llamada basidiospora, la cual se conserva sobre una pequeña proyección del basidio, conocida con el nombre de **esterigma**, que corresponde a la base de la yema original, hasta el momento en que alcanza la madurez y se desprende, ya sea en forma pasiva o dinámica. En ocasiones se forman sólo dos basidiosporas sobre cada basidio, o bien, más de cuatro basidiosporas, por ejemplo, seis, ocho o más. En el primer caso, lo que generalmente sucede es que se forman dos yemas en el basidio y penetran dos núcleos a cada una de ellas, de manera que, al germinar las basidiosporas que se producen en estas yemas, forman directamente talos dicariónticos sin necesidad de que se unan dos células o micelios compatibles, quedando, por tanto, suprimido el fenómeno de la plasmogamia, pues no existe micelio primario. En el segundo caso, después de la meiosis, los cuatro núcleos resultantes de la misma vuelven a dividirse por mitosis; también puede suceder que sólo una parte de los núcleos se divida, o bien, una vez producidos los núcleos por divisiones sucesivas de los mismos, algunos de ellos degeneren y, por tanto, el número de basidiosporas sea variable.

Con excepción de las royas (Uredinales) y los carbones (Ustilaginales), casi todos los basidiomicetes producen los basidios con sus correspondientes basidiosporas en una capa o membrana continua y organizada de hifas que recibe el nombre de **himenio**, el cual es la capa fértil de la fructificación o basidiocarpo y que, en las fructificaciones complejas, queda distribuido en estructuras especializadas de las mismas, como dientes, tubos y láminas, llamadas **himenóforos**.

La fructificación esporífera de la reproducción sexual. Esta recibe el nombre de basidiocarpo; está constituida por micelio terciario organizado en tejidos plectenquimatosos más o menos complejos en los cuales las hifas pueden ser todas de un solo tipo, el de las llamadas hifas generativas, que generalmente presentan fíbulas por ser dicariónticas y por conservar la capacidad de crecer y generar otras hifas; en este caso, el tejido es **monomítico**. Otras veces, como sucede en los hongos del orden Aphyllophorales, las hifas son de dos o tres tipos diferentes: además de las hifas generativas, pueden presentarse hifas esqueléticas, de paredes gruesas, con frecuencia carentes de protoplasma y que ayudan a sostener la fructificación en posición erecta, e hifas de conexión que contribuyen a unir y atar en una ligazón compacta unas hifas con otras. Cuando las hifas generativas están entrelazadas con alguno de los dos últimos mencionados tipos de hifas, por lo común desprovistas de fíbulas, el tejido es **dimítico**, y **trimítico** si presentan los tres tipos de hifas.

El micelio terciario se inicia en pequeños cuerpos de hifas compactas, o **primordios** de las fructificaciones, los cuales se desarrollan en basidiocarpos de múltiples formas según los grupos taxonómicos y las especies de hongos de los llamados **macromicetos** o **macromicetes**, que son aquellos que tienen fructificaciones grandes, macroscópicas, ya sean ascocarpos

(en muchos Ascomycotina) o basidiocarpos, en contraste con casi todos los demás hongos, los **micromicetos** o **micromicetes**, cuyas fructificaciones son aparatos esporíferos microscópicos o casi microscópicos.

En general, el basidiocarpo se manifiesta en alguno de los siguientes tipos morfológicos:

Efuso, disperso o extendido sobre un sustrato (troncos de árboles, rocas, suelos), al cual se adhiere el basidiocarpo sin presentar contornos bien definidos. Por presentarse típicamente en el género *Corticium* a este tipo de basidiocarpo también se le denomina **corticioide**.

Efuso reflejado, efuso en parte pero reflejado hacia el margen. Se le llama también estereoide por ser característico del género *Stereum*.

Dimidiado, si el basidiocarpo es semicircular, en forma de repisa o de ménsula.

Cifeloide o **urceolado**, en forma de olla o de cántaro.

Cupulado o **cupuliforme**, de forma de copa o de cúpula.

Clavarioide, como en los hongos de la familia de los clavariáceos que tienen basidiocarpos **claviformes** o **coraloides**.

Infundibuliformes, de forma de embudo.

Estipitado pileado, en forma de sombrilla. En este caso, el himenio puede estar dispuesto, más frecuentemente, en un himenóforo tubular, es decir, en el interior de tubitos con sendos poros (**poliporoide**); en un himenóforo lameloso, o sea dispuesto en laminitas (**agaricoide**); o en un himenóforo dentado cuando se presenta a manera de dientecillos (**hidnoide**).

Globoso o **semigloboso**, al esférico o hemisférico; puede denominarse **licoperdoide**, por ser característico de los hongos de la familia de los licoperdáceos.

Esteliforme o **estrellado**, de figura de estrella; puede denominarse **geastriforme**, por ser típico de los hongos de la familia de los geastráceos.

Faloide, parecido a un falo, característico de los hongos de la familia de los faláceos.

Puede haber otros tipos morfológicos menos generalizados de basidiocarpos, de los cuales sólo se citarán algunos como el **conquiforme** o **concoide**, o sea, de forma de concha; el **auriculiforme**, de forma de oreja; el **tremeloide**, plegado, lobulado y gelatinoso, como las especies del género *Tremella*; el **flabelado**, de forma de abanico; el **espatulado**, de figura de espátula; y el **clatrado**, de forma de celosía, como en el género *Clathrus*.

Muchos de estos tipos morfológicos, debido a la frecuencia con que se presenta en los hongos el fenómeno de la homoplasia, pueden manifestarse en diferentes grupos taxonómicos de los Basidiomycotina, aun cuando no estén íntimamente relacionados filogenéticamente, y también pueden presentarse en los Ascomycotina que forman fructificaciones o ascocarpos macroscópicos, como muchos de las subclases Pyrenomycetidae y Discomycetidae.

Los cuerpos fructíferos de los basidiomicetes pueden estar abiertos desde las primeras fases de su desarrollo, o bien permanecer cerrados, por lo menos hasta el momento en que maduran las esporas. En el primer caso reciben el nombre de **gimnocárpicos**, por ejemplo, en los Tremellales y en los Aphyllophorales. Cuando las fructificaciones se mantienen cerradas durante una cierta etapa de su desarrollo, pueden ser de dos tipos: **hemiangiocárpicas**, si el himenóforo queda expuesto una vez que maduran las esporas, generalmente sin que se desintegre el himenio, por ejemplo, en los Agaricales. El otro tipo es el de las fructificaciones **angiocárpicas**, que permanecen cerradas aun en la madurez, y las esporas se liberan por desintegración o fractura del basidiocarpo; o bien, si la fructificación se abre, por ejemplo mediante la formación de uno o varios poros, esto sucede sólo en la fase de la maduración y, en la mayoría de los casos, cuando las esporas están separadas de los basidios y el himenio se ha desintegrado. Este último tipo de basidiocarpo es característico de los Gasteromycetes.

El himenio. Cuando se forman los basidiocarpos, los basidios están dispuestos en himenóforos que ocupan determinadas áreas de la fructificación, constituyendo capas o estratos de conformación diversa pero donde siempre están presentes las hifas basidiógenas, que dan origen a los basidios, los cuales se hallan generalmente ordenados en forma de empalizada y con frecuencia entremezclados con elementos estériles denominados **paráfisis**, en el caso de que su morfología sea semejante a la de los basidios, o **cistidios**, cuando se trata de estructuras de mayor tamaño que los basidios y las paráfisis, de manera que sobresalen de la capa himenial.

Aunque el tipo de himenio más frecuente, al menos en los hongos llamados Hymenomycetes, es el de la forma de empalizada, al cual se le ha denominado también **euhimenio**, existen otros tipos de himenio, por ejemplo en los Aphyllophorales, como son el euhimenio de engrosamiento, en el que se forman ramas de hifas subhimeniales entre los basidios viejos y más allá de ellos, formando nuevos elementos basidiógenos en niveles cada vez más altos; otro tipo es el **catahimenio**, en el cual no son los basidios, las paráfisis y los cistidios los primeros elementos que se forman durante el desarrollo del himenio ni quedan estos distribuidos en una empalizada como sucede en el euhimenio, sino que se forman primero ciertas hifas modificadas a las que se ha dado el nombre de **hifidios**, de manera que los basidios quedan envueltos por estas hifas, en distintos niveles, y tienen que abrirse paso entre ellas para llegar a la superficie.

Los basidios. Se presentan dos tipos fundamentales de basidios en los Basidiomycotina: el heterobasidio y el holobasidio u **homobasidio**. En ambos pueden distinguirse dos fases: el probasidio o célula donde se efectúa la cariogamia, y el metabasidio que es la fase en donde se efectúa la meiosis y, posteriormente, se forman las basidiosporas.

El **heterobasidio** cuenta con dos partes diferentes: el **hipobasidio** o parte inferior del mismo y el **epibasidio** o parte superior. Generalmente, el heterobasidio está fragmentado debido a la formación de tabiques que lo dividen en varios compartimentos o celdillas y, en este caso, recibe el nombre de **fragmobasidio**.

Los heterobasidios no fragmentados de algunos Tremellales (Ceratobasidiaceae, Dacrymycetaceae y

Tulasnellaceae) son considerados por varios autores como holobasidios, y también como un tipo intermedio o de transición, entre los dos tipos de basidios mencionados.

El **holobasidio** u homobasidio es el basidio homogéneo, sin tabiques. Generalmente es una célula obovoide o claviforme que se origina en la parte terminal de una hifa binucleada de la cual está separada por un tabique sobre el que casi siempre se presenta una fíbula en posición lateral.

En todos los casos, los dos núcleos del **probasidio**, o basidio joven, se fusionan en el proceso de la cariogamia y el núcleo diploide cigoto así formado se divide por meiosis y da origen a cuatro núcleos haploides en el llanudo **metabasidio**, que es la fase más avanzada del desarrollo del basidio. Al mismo tiempo, se forman generalmente cuatro pequeños divertículos que reciben el nombre de **esterigmas**. Los núcleos emigran hacia estos, y en el ápice de cada esterigma se forma una basidiospora casi siempre uninucleada, de manera que se constituyen cuatro basidiosporas haploides en cada basidio. No obstante, en ocasiones los basidios pueden producir de una a ocho o más basidiosporas, y estas a veces son binucleadas.

Las basidiosporas. Son estructuras unicelulares haploides producidas casi siempre en una sola serie, sobre los basidios; aunque a veces, al germinar, se forman en ellas tabiques, como sucede en muchos Tremellales y, por otra parte, ocasionalmente hay una descarga indefinida de basidiosporas como es el caso de los hongos llamados carbones, de la familia Ustilaginaceae. Su forma generalmente es esferoidal, ovoide, elíptica, alantoide o cilíndrica. Son lisas u ornamentadas, incoloras o pigmentadas; en este último caso, su color puede ser blanco, amarillo, verde, anaranjado, rosado, ocre, purpúreo, moreno o negro, con todas las tonalidades intermedias.

En algunos grupos de Basidiomycotina es muy importante determinar el color de las esporas con fines taxonómicos. Para obtener este dato, es necesario lograr una impronta de esporas, o depósito en masa de las mismas, denominada comúnmente **esporada**, pues las esporas individuales, vistas al microscopio, no siempre muestran su pigmento por ser este poco abundante en las mismas. Dicha impronta se logra fácilmente colocando la fructificación, durante varias horas, sobre un papel transparente que después de contener las esporas se coloca sobre un fondo adecuado: blanco u oscuro; o bien, la fructificación se coloca sobre la línea donde se juntan dos hojas de papel: una blanca y otra negra, con objeto de poder apreciar el contraste de color, según sean las esporas claras u oscuras. En todos los casos, el himenóforo debe quedar directamente sobre el papel donde se va a recoger la esporada, de manera que, en los hongos que tienen estípite y píleo, es necesario separar el estípite para poder colocar el píleo en la forma apropiada; así, por ejemplo, en los agaricáceos, las laminillas deben quedar en contacto con el papel dispuesto para obtener la esporada. En el caso de los hongos angiocárpicos (gasteromicetes) el color de las esporas puede apreciarse sin necesidad de hacer improntas de esporas debido a que se acumula una masa de estas en el interior de la fructificación.

La descarga de las basidiosporas se efectúa frecuentemente con violencia, pues dichas esporas son disparadas con fuerza desde los basidios; debido a este hecho, las basidiosporas son consideradas como **balistosporas**. El mecanismo de expulsión violenta de las basidiosporas aún no ha sido explicado satisfactoriamente. Puede observarse que la basidiospora madura se dispone oblicuamente sobre el extremo del esterigma; en el extremo basal de la misma, que sobrepasa al hilo o punto de unión de la basidiospora en el esterigma, se forma una gota o burbuja que, según estudios de microscopía electrónica, queda sitúada entre la pared de la espora y una extensión ensanchada de la pared del esterigma; esta gota o burbuja crece hasta alcanzar cierto tamaño, momento en el cual sale disparada con violencia junto con la basidiospora. Algunos autores suponen que se trata de una gota de líquido de gran presión osmótica; otros piensan que es una burbuja gaseosa de bióxido de carbono; en uno y otro casos operaría un mecanismo que provocaría el lanzamiento explosivo de la basidiospora. En la actualidad se acepta más la idea de que es una gota, que provoca una rápida corriente osmótica, la causa de la liberación explosiva de las basidiosporas y no una burbuja gaseosa que al expandirse bruscamente desencadena dicho fenómeno. También se supone que intervienen fuerzas electrostáticas en la descarga de las basidiosporas.

Las basidiosporas, al germinar, generalmente producen micelios primarios, debido a que son uninucleadas y haploides, pero cuando las basidiosporas son binucleadas pueden originar directamente un micelio secundario. En ocasiones las basidiosporas, al germinar, no forman de inmediato un micelio, sino que producen basidiosporas secundarias, las cuales se forman sobre seudosterigmas en dichas basidiosporas (basidiosporas primarias), constituidas en los basidios, o bien producen blastosporas y conidios. Son estas nuevas estructuras las que, al germinar, dan origen a los micelios.

Ciclo biológico. Aunque cada grupo de los Basidiomycotina presenta modalidades en su ciclo biológico, en general se realiza en la siguiente forma: una vez que las basidiosporas germinan dan origen a un micelio primario, excepto cuando presentan dos núcleos, caso en el cual pueden originar un micelio secundario, según se indicó. Cuando se desarrollan micelios primarios, a partir de ellos se forma el micelio secundario mediante plasmogamia, la cual se efectúa generalmente por somatogamia o por espermatización. El micelio secundario también puede formarse por unión de basidiosporas haploides, de brotes de basidiosporas o de artrosporas de un micelio monocarióntico.

El micelio secundario puede pasar por varias fases, en las que se producen esporas de propagación, como son las eciosporas y las uredosporas, antes de llegar a la fase en que se producen las teliosporas, las cuales dan origen a los basidios y estos a las basidiosporas, como es el caso de los Uredinales. En los Ustilaginales el ciclo biológico es parecido al del grupo mencionado, por la formación de teliosporas, pero no

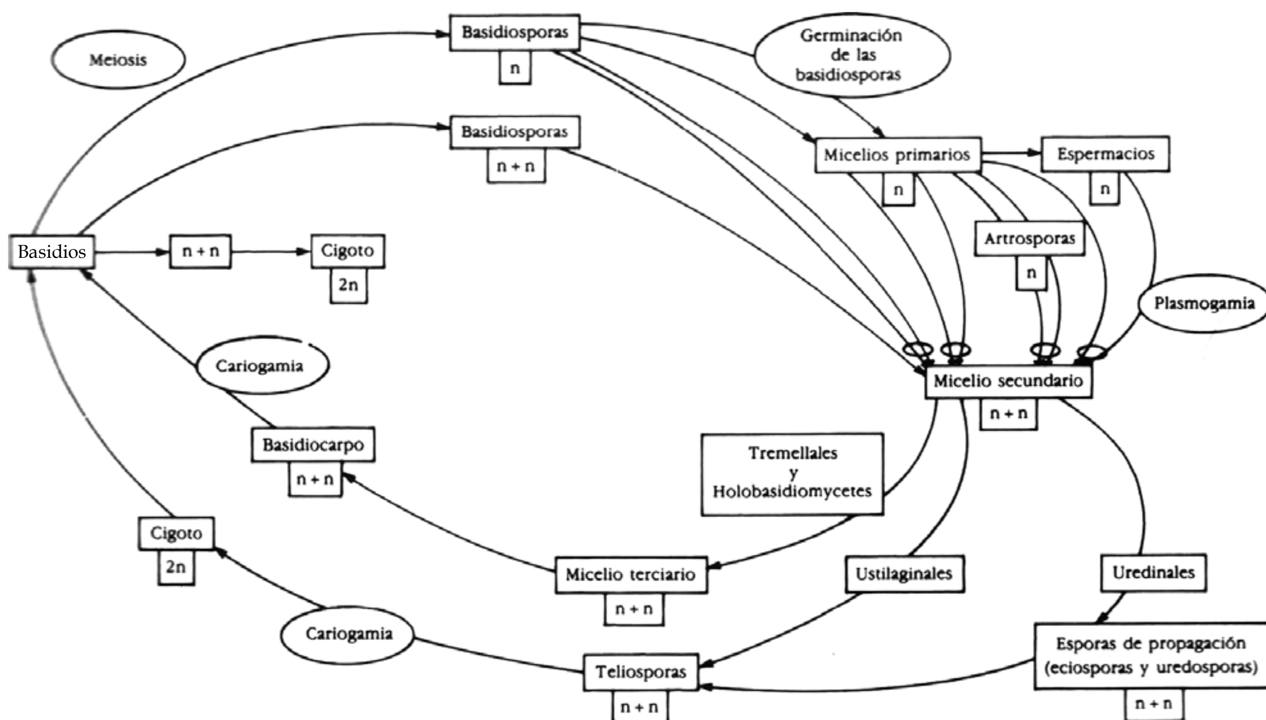
hay producción de eciosporas y uredosporas aunque pueden formarse conidios de otro tipo. Cuando no se producen estas esporas de propagación, el micelio secundario se organiza para formar el terciario, el cual constituye el basidiocarpo, en el que se desarrollan los basidios y las basidiosporas, como sucede en la mayoría de los Basidiomycotina: Holobasidiomycetes y varios Heterobasidiomycetes (Tremellales). No obstante, estos últimos grupos también pueden presentar fases conidiales de diversos tipos en determinadas condiciones ecológicas o en medios artificiales de cultivo.

Distribución y medios en que viven. Los Basidiomycotina, igual que los representantes de las otras subdivisiones de los hongos, pueden ser saprobios, parásitos y simbiontes. Los saprobios tienen una amplia distribución en la Tierra en casi todos los tipos ecológicos, pero son especialmente frecuentes en los bosques húmedos y templados, donde producen sus características fructificaciones de formas, tamaños y colores muy variados como las de los hongos en cornisa, las setas y los hongos en bola o bejines para sólo citar algunos ejemplos; la mayoría de estas fructificaciones son epigeas y conspicuas, pero también las hay hipogeas.

Entre los parásitos, hay algunos que viven en el hombre y en los animales, pero son más numerosas las especies que atacan vegetales, muchas de ellas de gran importancia económica, como trigo, maíz, avena, centeno, cebada y otros cereales; en relación con este fenómeno, son particularmente frecuentes las royas (Uredinales) y los carbones (Ustilaginales). Son también notorias las especies, por ejemplo las de la familia Polyporaceae, destructoras de árboles. En cambio, hay otras especies de hongos que, asociadas con diversos vegetales, en particular los árboles de los bosques, viven en simbiosis con estos, formando micorrizas. Algunas especies de basidiomicetes, al asociarse en simbiosis con las algas, forman líquenes, aunque la proporción de estas especies es menor que la de las especies de ascomicetes en el fenómeno de liquenización.

Importancia. Las fructificaciones de muchas especies tienen un gran valor económico por ser una fuente importante para la alimentación humana; son especialmente apreciadas, por su delicado sabor, las que se obtienen por recolección en los bosques y praderas: es posible cosechar algunas de ellas en grandes cantidades por medio de cultivos a escala industrial, por ejemplo *Agaricus brunnescens*, especie afín al hongo llanero o de San Juan: *A. campestris*, común en México en los prados y en los llanos por la época del día de San Juan (junio y julio). Por otra parte, los basidiocarpos de otras especies son tóxicos y hasta mortales, por lo que es necesario hacer una diferenciación precisa entre especies comestibles y venenosas.

Los daños causados por hongos parásitos de las plantas, entre otros muchos las royas de los cereales, ocasionados por *Puccinia graminis* y otras especies afines, para solo citar pocos ejemplos importantes, son de una significación económica tan grande que en la antigüedad los romanos realizaban festivales anuales llamados Robigalia para halagar a los dioses Robigus y Robigo, a quienes se consideraban responsables de estas enfermedades, capaces de mermar, en proporción considerable, o de exterminar las cosechas. Los hongos que atacan árboles de importancia forestal y los destructores de la madera también tiene una sig-



Ciclo biológico general de los Basidiomycotina

nificación económica incalculable por los daños que ocasionan. En cambio, las especies simbióticas que forman micorrizas con los árboles de los bosques son indispensables para el desarrollo de muchas especies de los mismos y, por tanto, resultan fundamentales en la conservación de los recursos forestales y del equilibrio ecológico en la naturaleza. Los hongos que forman líquenes establecen con ciertas algas un tipo peculiar de simbiosis de gran interés biológico. Además, de muchas especies de basidiomicetes se extraen sustancias que tienen diversos usos en la industria y en la medicina. Algunas especies, como las del género *Psilocybe*, contienen psilocibina, sustancia de acción psicotrópica capaz de provocar alucinaciones y estados transitorios de esquizofrenia; debido a esto y por el uso que se les ha dado en México desde tiempos prehispánicos, han despertado gran interés etnomicológico.

Clasificación. Tomando en cuenta los tipos de basidios, la subdivisión Basidiomycotina se distribuye en dos clases:

• Clase Heterobasidiomycetes. Con heterobasidios, que pueden ser desde divididos profundamente y unicelulares hasta alargados y septados, ya sea en sentido longitudinal o transversal (fragmobasidios). Los basidios por lo común se originan de células de pared gruesa que en algunos grupos reciben el nombre de teliosporas o teleutosporas. Con o sin cuerpos fructíferos. Las basidiosporas son capaces de germinar por repetición dando origen a blastosporas o conidios, o bien a basidiosporas secundarias. Dependiendo del grupo, el micelio dicarióntico puede presentar septos simples o doliporos.

• Clase Holobasidiomycetes. Con holobasidios u homobasidios. Generalmente se producen cuatro basidiosporas en la parte apical de cada basidio y, en la mayoría de los grupos, estas son disparadas con violencia (balistosporas). Casi siempre se forman cuerpos fructíferos conspicuos y de estructura compleja. Las basidiosporas germinan directamente por medio de un tubo germinal. El micelio dicarióntico tiene septos doliporos y, por lo común, conexiones en grapa o fíbulas.

CLASE HETEROBASIDIOMYCETES

Quedan incluidos en esta clase las royas, los carbones y los hongos gelatinosos. En todos ellos, el basidio maduro, que algunos autores denominan metabasidio o aparato basidial (debido a su complejidad), y cuyo antecedente inmediato es la estructura llamada probasidio, presenta dos porciones: el hipobasidio y el epibasidio, siendo este último el que produce directamente las basidiosporas, por lo común sobre sus correspondientes esterigmas.

Es frecuente que las basidiosporas no germinen directamente, sino que primero produzcan blastosporas, conidios o bien basidiosporas secundarias; si esto ocurre, la germinación es indirecta, por repetición.

Los basidios se forman a partir de células binucleadas llamadas probasidios que, en algunos casos, tienen el carácter de esporas de resistencia y reciben el nombre de teliosporas o teleutosporas. A veces estas esporas son bicelulares o pluricelulares y, entonces, al germinar, cada una de las células se transforma en hipobasidio, el cual, a su vez, da origen a un epibasidio. Los basidios pueden ser indivisos, pero con el epibasidio prolongado en largos brazos a manera de diapasón, divididos parcialmente en la base, o bien, lo más frecuente es que estén divididos en su totalidad, en la fase de metabasidios, ya sea en sentido transversal o longitudinal (fragmobasidios); aunque a veces sólo está fragmentado el epibasidio.

Algunos autores (Taibot, 1971) no reconocen la clase Heterobasidiomycetes y sus representantes quedan distribuidos en dos clases: la clase Teliomycetes, que comprende royas y los carbones, y la clase Phragmobasidiomycetes, que incluye los hongos gelatinosos (Tremellales y Auriculariales) y los hongos que parasitan insectos escama o cochinillas (Septobasidiales). No obstante, hay discrepancias entre los autores respecto a la clasificación del grupo; por ejemplo, existe otro arreglo de clasificación del mismo en el cual se reconocen las clases Phragmobasidiomycetes y Teliomycetes indicadas, pero con la modalidad de que, a su vez, la primera incluye las subclases Heterobasidiomycetidae, con basidios tabicados, y Metabasidiomycetidae, con basidios aceptados o incompletamente divididos (Lowy, 1980).

Probablemente la clasificación más aceptada y, al mismo tiempo, sencilla y adecuada para los propósitos didácticos de este libro, sin desconocer la importancia de clasificaciones más detalladas, como las citadas, es la que considera tres órdenes dentro de la clase Heterobasidiomycetes.

Estos órdenes son:

• Orden Uredinales. Sin basidiocarpo, o este es encuentra poco desarrollado; no obstante, se forman fructificaciones o soros pequeños; parásitos de plantas vasculares; presentan teliosporas que se forman de células terminales del micelio dicarióntico, el cual generalmente carece de fíbulas; las basidiosporas se desarrollan sobre esterigmas y son arrojadas con violencia.

• Orden Ustilaginales. Sin basidiocarpos, pero pueden formarse soros o agallas grandes (en relación con las fructificaciones del grupo anterior), en donde se producen las teliosporas; estas se forman de células intercalares del micelio dicarióntico, el cual, con frecuencia, presenta fíbulas, según las especies; generalmente parásitos de plantas vasculares; las basidiosporas se desarrollan directamente sobre el epibasidio, es decir, son sésiles (sin esterigmas) y no son arrojadas con violencia.

• Orden Tremellales. Con basidiocarpo bien desarrollado, casi siempre saprobio y de consistencia gelatinosa, pero algunas especies son parásitas de plantas

vasculares o de insectos escama, también llamados cochinillas, y presentan un cuerpo fructífero que no es gelatinoso. Carecen de teliosporas. El micelio dicariόntico con frecuencia es fibulado, según las especies; las basidiosporas se desarrollan sobre esterigmas y son arrojadas con violencia.

Orden Uredinales

Los representantes de este grupo reciben el nombre común de royas o chahuistles (el primer nombre deriva del latín *rubea*, rubia, aludiendo al polvo amarillento o rojizo de las esporas de propagación. El segundo nombre es náhuatl y significa roya; también puede escribirse: chahuiztles, chahuiscles, chagüistles, chagüixcles o chagüiscles). Son generalmente parásitos obligados de plantas vasculares, con más frecuencia de gramíneas como trigo, avena, cebada, centeno, sorgo y caña de azúcar, pero también son importantes las royas de otras muchas plantas de relevancia en la agricultura y de diversas plantas silvestres.

Como son parásitos estrictos, sólo algunas especies han podido ser obtenidas, con dificultad, en cultivos artificiales puros o axénicos: la roya de la malva (*Puccinia malvacearum*, fig. 508) y la roya del trigo (*Puccinia graminis tritici*, figs. 365, 367-372). También se ha logrado el cultivo puro de especies de los géneros *Uromyces* y *Gymnosporangium*.

El micelio de estos hongos es intercelular en la planta hospedante u hospedadora y las hifas forman haustorios que penetran en las células parasitadas; por lo general carece de fíbulas en todas las fases de su desarrollo y sólo excepcionalmente han sido observadas en los micelios binucleados de muy pocas especies.

Los hongos de este grupo no forman basidiocarpos, pero estos están representados por soros de teliosporas o teleutosporas, denominados **teliosoros**, **teleutosoros** o **telios**, en los que se producen las esporas de resistencia o **teliosporas** (también puede pronunciarse teliósporas). Estas esporas, a su vez, corresponden a los probasidios, por formarse de ellas los basidios, al germinar. Las teliosporas son capaces de soportar el frío del invierno, aun cuando este sea intenso, y germinan en la primavera; no obstante, según las especies y las condiciones ecológicas, dichas esporas pueden germinar poco después de haberse formado.

Las esporas, al germinar, producen uno, dos o varios tubos germinativos cortos, según sean unicelulares, bicelulares o pluricelulares. Dichos tubos germinativos reciben el nombre de **promicelios**. Antes de que se presente el fenómeno de la germinación, en cada una de las células de las teliosporas se efectúa la cariogamia. de manera que esas células, anteriormente binucleadas y con núcleos haploides, se vuelven uninucleadas y diploides. Los núcleos diploides se dividen por meiosis en sendos promicelios, los cuales contienen, por tanto, cuatro núcleos haploides distribuidos en forma equidistante y en fila. Cada promicelio se divide en cuatro células uninucleadas haploides debido a la formación de tres tabiques entre los núcleos. En cada una de estas células se forma un esterigma sobre el cual se produce una basidiospora a la que emigra el núcleo de la célula que la formó.

Las basidiosporas son haploides y se desprenden con violencia de los esterigmas que las sostienen; al germinar, dan origen a micelios de células uninucleadas y haploides.

Los Uredinales, según las especies, pueden parasitar a un solo hospedante, caso en el que son denominados **autoicos**, pero si habitan en hospederos diferentes, en distintos estadios de su ciclo biológico, entonces son denominados **heteroicos**.

El ciclo biológico de las royas puede ser de distintos tipos; en general, la especie es macrocíclica si presenta un ciclo largo, que comprende cinco fases o estadios de desarrollo, los cuales serán explicados en seguida, al tratar lo referente al ciclo biológico de *P. graminis*; si falta uno de los estadios de desarrollo en los que se producen esporas dicariónticas de propagación asexual, se dice que la especie es **demicíclica** o **hemicíclica**, y si las teliosporas son las únicas esporas dicariónticas que produce la roya, de manera que sólo se presentan dos o tres estadios de desarrollo, esta es microcíclica. Por el contrario, las especies de royas que no producen teliosporas son incluidas en el grupo de las royas imperfectas, denominado Uredinales Imperfecti, por considerarse que la fase sexual o perfecta es la que presenta teliosporas.

Puccinia graminis es la roya del trigo y de otros cereales como la avena, el centeno y la cebada; también es denominada roya anaranjada o roya negra, por el color de las pústulas de las esporas de propagación (**uredios**, **uredos** o **uredosoros**) y de los teliosoros, respectivamente; es una especie macrocíclica típica que puede servir, por tanto, para ilustrar todos los estadios de desarrollo del ciclo biológico de un hongo del orden Uredinales (figs. 365, 367-372).

P. graminis es, además, una especie heteroica porque en su ciclo biológico presenta dos hospedantes: uno llamado primario o principal, porque en él se forman las teliosporas, y que es una de las gramíneas antes mencionadas, según la variedad de hongo; y otro que es el hospedero secundario o alternativo que, en este caso, es una especie de planta del género *Berberis* (por ejemplo, *B. vulgaris*), llamada comúnmente agracejo.

P. graminis presenta subespecies, también consideradas como variedades o formas específicas, que sólo parasitan una especie de gramínea y no otra. Así se distinguen:

P. graminis tritici, del trigo (*Triticum aestivum* y otras especies).

P. graminis hordei, de la cebada (*Hordeum vulgare*).

P. graminis secalis, del centeno (*Secale cereale*).

P. graminis avenae, de la avena (*Avena sativa*).

Esta especie de roya, en sus diferentes subespecies, inicia su ciclo biológico en el agracejo, presentando la fase que se conoce con el nombre de estadio 0, que consiste en la formación de micelios primarios, constituidos por células uninucleadas haploides, que se originan de la germinación de las basidiosporas. Estas royas son heterotálicas, de manera que la unión sexual sólo es posible mediante la unión de células

compatibles provenientes de micelios diferentes. Los micelios forman **espermogonios** o **espermógonos**, órganos sexuales en forma de botella semejantes a los picnios o picnidios de los deuteromicetes. El interior de estas estructuras está forrado de **espermacióforos** o **espermatóforos** sobre los que se producen espermacios uninucleados y haploides que funcionan como elementos sexuales masculinos y salen por la boca u ostíolo del espermogonio en exudados que desempeñan el papel de gotitas de néctar, atractivas para los insectos que, al buscarlas, intervienen en la dispersión de los espermacios, de manera que estos pueden llegar a hifas de sexo opuesto, por ejemplo las perífisis que salen del cuello de los espermogonios y que funcionan como hifas receptivas. Un espermacio de signo + se une con una hifa receptiva - , o bien, un espermacio de signo - se une con una hifa receptiva + , pero este fenómeno de espermatización no puede efectuarse entre espermacios e hifas receptivas del mismo signo o sexo, debido al heterotalismo mencionado.

El estadio 0 antes descrito recibe esta denominación debido a que en un principio no se le relacionó con los estadios posteriores del ciclo de las royas, pues se desconocía la función de los espermacios a los que los micólogos y los fitopatólogos denominaban picniosporas o picnidiosporas.

El estadio I es el resultado de la espermatización; consiste en la formación de un micelio dicarióntico secundario que se desarrolla en las hojas del agracejo, generalmente en su envés, y da origen a estructuras llamadas **ecios** o **ecidios**, delimitadas por una pared peridial, que tienen forma de copa y están forradas en su interior por células esporógenas que, debido a la división conjugada de sus núcleos, producen cadenas de **eciosporas** unicelulares y binucleadas, quedando entre cada dos esporas de la misma cadena un cojinete disyuntor que favorece la separación de las esporas.

El estadio II comienza con la germinación de una eciospora en el hospedante primario, el trigo o alguna otra de las gramíneas mencionadas, según la subespecie o forma específica de roya. El micelio dicariótico secundario, formado de esta germinación, fructifica produciendo los uredios, semejantes a los acérvulos de los deuteromicetes, por estar en un principio hundidos e incluidos en el tejido de la planta parasitada, y después sobresaliente de la epidermis del hospedante. En el interior de dichas estructuras se producen **uredosporas**, que son las principales esporas de propagación de las royas; estas son esporas de origen asexual, que pueden funcionar como esporas de verano en los lugares de clima frío, o bien, pueden producirse durante todo el año en los lugares de clima más caliente, de manera que, en estos últimos, las uredosporas pueden reinfectar a las gramíneas, reiniciándose con su germinación el estadio II del ciclo biológico del hongo. Las uredosporas se forman en el ápice de pedicelos largos, son unicelulares, binucleadas y presentan pared delgada con espinas en la superficie.

El estadio III consiste en la formación de telios y de teliosporas, en la misma planta hospedante en donde se producen los uredios; por otra parte, ambos tipos de soros son semejantes y, en ocasiones, en el mismo soro se forman uredosporas y teliosporas.

Las teliosporas presentan pared gruesa, se forman sobre largos pedicelos, son bicelulares y cada una de sus células es dicariòntica como las células del micelio que las produce; en ocasiones, junto a estas esporas se forman también teliosporas unicelulares dicariónticas que reciben el nombre de **mesosporas**.

El estadio IV consiste en la germinación de la teliospora, después de haberse efectuado la cariogamia en cada una de sus células, con la consecuente formación del metabasidio o aparato basidial, en la cual se producen las basidiosporas sobre sendos esterigmas, cuatro en cada metabasidio.

Las basidiosporas son unicelulares y haploides; son portadoras de caracteres genéticos diferentes, debido a los fenómenos de recombinación y segregación, que se efectúan en las teliosporas, y en los promicelios que resultan de la germinación de estas, durante la cariogamia y la meiosis.

Control de las royas de los cereales. El conocimiento del ciclo biológico de *P. graminis*, así como de otras especies de royas, no sólo tiene interés teórico: en la agricultura es de gran importancia económica, debido a que orienta sobre los procedimientos adecuados de control para interrumpir dicho ciclo y, por tanto, evitar o aminorar la infección por estos hongos.

Una de las medidas importantes que han sido tomadas para este control es la que consiste en erradicar el agracejo de los lugares donde hay cultivos de trigo y de otros cereales, con objeto de interrumpir el ciclo biológico de las royas que atacan a estas últimas plantas, evitando así que se produzcan las eciosporas, que sólo pueden ser formadas en el agracejo y son los elementos infectantes de los cereales.

No obstante la efectividad de la erradicación del agracejo para controlar las royas de los cereales, subsiste el problema de evitar, en su totalidad, la incidencia de las mismas, sobre todo en las regiones menos frías o semicálidas donde las uredosporas del hongo pueden soportar el invierno y conservar su capacidad de infectar los cereales. Por otra parte, estas mismas esporas, al ser llevadas por el viento, pueden infectar las plantaciones de cereales en zonas más frías o templadas.

De cualquier modo, la erradicación del agracejo disminuye la intensidad de las infecciones en los cereales, porque al evitarse la espermatización, se reduce la posibilidad de formación de nuevas razas fisiológicas de las subespecies de *P. graminis*, las cuales tienen muy distintas capacidades para infectar a sus correspondientes gramíneas hospedantes; no obstante, esta posibilidad no es eliminada en su totalidad debido a que también se efectúan intercambios nucleares y genéticos en los micelios secundarios dicariónticos que se desarrollan en los cereales.

Otros Uredinales. Entre las numerosas especies importantes de este grupo sólo serán citadas algunas, que son las siguientes.

De la familia Pucciniaceae:

Puccinia coronata (roya coronada de la avena); *P. glumarum* (roya amarilla de los cereales: trigo, cebada,

centeno); *P. triticina* (roya parda o punteada del trigo); *P. dispersa* (roya parda o morena del centeno); *P. sorghi* (= *P. maydis*) y *P. polysora* (royas del maíz); *P. purpurea* (roya del sorgo); *P. kuehnii* (roya de la caña de azúcar); *P. asparagi* (roya del espárrago); *P. chrysanthemi* (roya del crisantemo); *P. helianthi* (roya del girasol); *P. gladioli* (roya de las gladiolas); *P. iridis* (roya de los lirios del género *Iris*); *Uromyces phaseoli* (fig. 373) (= *U. appendiculatus*, roya del frijol); *U. fabae* (roya del haba, fig. 374); *U. pisi* (roya del chícharo); *U. trifolii* (roya de varias especies de tréboles); *U. dianthi* (= *U. cariophyllinus*, roya del clavel); *Hemileia vastatrix* (roya del cafeto); *Gymnosporangium juniperi-virginianae* (roya de los enebros o cedros y del manzano); *G. globosum* (roya de los enebros o cedros, del manzano, del peral y de algunas especies del género *Crataegus*, como el acerolo); *G. clavipes* (fig. 366) (roya del manzano, del peral y de varias especies del género *Crataegus*, como el tejocote, *C. mexicana*); *G. nidus-avis* (roya del cedro rojo), y *G. sabinae* (roya o septoriosis del peral y roya de las pináceas llamadas comúnmente sabinas, del género *Juniperus*, como *J. sabinae* y otras del mismo género); *Phragmidium mucronatum* (roya del rosal); *Ph. rubiidaei* (roya del frambuesero).

De la familia Melampsoraceae:

Cronartium ribicola (roya ampollada del pino blanco y roya de los groselleros, figs. 376-377); *C. fusiforme* (roya fusiforme del pino); *C. quercuum* y *C. cerebrum* (producen enanismo en los pinos jóvenes, agallas del tallo y de los conos en los pinos adultos y roya de las hojas de los encinos); *C. coleosporioides* (también causa la formación de agallas en varias especies de pinos).

De la familia Coleosporiaceae:

Coleosporium solidaginis (fig. 375) (roya de varias especies de pinos y de la vara de oro, *Solidago virgaurea*).

Orden Ustilaginales

Estos hongos son los denominados comúnmente carbones o tizones debido a que fructifican formando masas negras de esporas semejantes al carbón o al tizne. Son parásitos facultativos de plantas vasculares. Es posible cultivarlos en medios artificiales con más facilidad que las royas y, en algunos casos, se ha logrado reproducir su ciclo biológico completo en dichos medios, aunque, con excepción de algunas especies, en los cultivos en medios artificiales, los carbones no desarrollan micelio, sino que se presentan como colonias levaduriformes constituidas por células que se dividen por gemación, como las levaduras.

Los representantes de este orden, igual que los Uredinales, causan enfermedades devastadoras a las gramíneas, incluyendo las de gran importancia económica como maíz, trigo, avena, cebada, centeno, sorgo y arroz, aunque también son frecuentes en otro tipo de plantas, como la cebolla y la espinaca. Pueden desarrollarse en tallos, hojas, flores, frutos y semillas de las plantas hospedantes; sólo excepcionalmente atacan raíces, caso en el cual forman agallas en las mismas, como lo hacen las especies del género *Entorrhiza*, que parasita juncáceas y ciperáceas.

El micelio de los carbones o tizones, cuando se desarrolla en los tejidos de la planta hospedante u hospedera, puede ser intracelular, pero lo más común es que se distribuya de manera intercelular y, en este caso, en ciertas especies, las hifas pueden formar haustorios que penetran en las células. En *Ustilago maydis* (= *U. zeae*), el carbón del maíz, se presentan hifas de los dos tipos: intracelulares e intercelulares. El micelio secundario, con frecuencia, presenta fíbulas.

Carecen de basidiocarpos, excepto los de la familia Graphiolaceae que forman fructificaciones acopadas en las que se producen las teliosporas. No obstante, igual que en las royas, también pueden desarrollarse soros de teliosporas que a veces están cubiertos por una membrana, como en el caso de *Ustilago maydis*, *U. hordei*, *U. kolleri* y *Sphacelotheca sorghi*. Cuando estos soros tienen una membrana que los protege, la cual puede estar constituida sólo por células fúngicas, o por estas y tejido del hospedante, pudiendo predominar el último, se dice que los carbones son cubiertos; si carecen de esta membrana, como en *Ustilago avenae* y *U. nuda* entre otros, se trata de los llamados carbones desnudos, descubiertos o sueltos; en algunos casos, los soros pueden presentar también una columela, estructura que atraviesa al soro y está compuesta por haces de hifas estériles del hongo o, también, en parte, por tejido del hospedante, como sucede en las especies del género *Farysia*. Las teliosporas se forman de células intercalares de las hifas, al contrario de las royas, que producen estas esporas de células terminales del micelio; dichas esporas corresponden a los probasidios, por formarse de ellas los basidios, al germinar. Las teliosporas constituyen el medio de diseminación más importante de la mayoría de los carbones; son unicelulares y binucleadas; pueden estar libres o unidas en bolas de esporas, y tienen capacidad de resistencia por presentar paredes gruesas; por este último carácter y por la manera en que se forman, algunos autores denominan a dichas esporas clamidosporas.

Cada teliospora, al germinar, forma un tubo germinativo, de crecimiento definido, o ramificado irregularmente, que es el promicelio, después de haberse efectuado la cariogamia y la meiosis de manera semejante a lo que se indicó en el caso de las royas. Del promicelio se forma el basidio maduro o metabasidio, en el cual se desarrollan las basidiosporas que, a diferencia de las royas, no están sostenidas por esterigmas, no se producen en cantidad definida y no se desprenden con violencia. Las basidiosporas, a su vez, pueden producir, por gemación, esporas llamadas conidios o esporidios. Algunos autores aplican también esta última denominación a las basidiosporas, por su peculiar manera de formarse y, en general, la aplican a todas las esporas accesorias de los carbones.

Los Ustilaginales, en su mayor parte, son heterotálicos bipolares o tetrapolares. No presentan órganos sexuales, de manera que la plasmogamia se efectúa mediante la fusión de células compatibles, ya sean basidiosporas, conidios, células hifales o esporas con células hifales. Si se comparan con las royas, presentan un ciclo biológico corto, es decir, son microcíclicos, y pueden completar dicho ciclo en un solo hospedante, por lo que son autoicos.

Figura 365. Ciclo de vida de *Puccinia graminis tritici* (Heterobasidiomycetes).

A-C. En la primavera, las basidiosporas haploides, liberadas de las teliosporas germinadas, producidas en el trigo (hospedero primario), son llevadas por el viento hacia las hojas del agracejo (hospedero alternante) en donde germinan y penetran a los tejidos invadiéndolos con un micelio monocarióntico, el cual es de dos tipos de apareamiento opuestos y compatibles (+ y —). **D.** Después de la infección, las hifas del hongo desarrollan espermogonios + y —, e hifas receptivas + y —, subepidérmicamente en el haz de las hojas; con la ayuda de insectos, los espermacios, que embebidos en néctar son producidos en los espermogonios, son transportados a las hifas receptivas del tipo de apareamiento opuesto, realizándose la fertilización por donación de núcleos desde los primeros hacia las segundas, resultando en una dicariotización del micelio en los tejidos de las hojas del agracejo. **E-F.** El micelio dicariόntico produce los ecios con eciosporas dicariónticas, las cuales son liberadas desde el envés de las hojas. **G.** Las eciosporas son diseminadas por el viento y si germinan sobre plantas de trigo susceptibles infectan los tejidos con un micelio dicariόntico. **H-H2.** Durante la primavera y el verano, el micelio dicariόntico forma uredios con uredosporas dicariónticas, las cuales perpetúan al hongo durante la estación de crecimiento del trigo, puesto que repetidamente son liberadas, germinan y reinfectan a las plantas. **I-J.** Al tiempo de maduración de los granos de trigo, en lugar de uredios se producen cada vez más telios con teliosporas bicelulares y dicariónticas. Las teliosporas son las esporas de resistencia del hongo. En las teliosporas se realiza la cariogamia y así, como esporas uninucleadas y diploides, invernan; en la siguiente primavera pueden germinar, sufrir meiosis y originar cuatro basidiosporas en cada promicelio, dos de cada tipo de apareamiento, las cuales pueden repetir el ciclo si germinan e infectan las plantas de agracejo.

Las esporas dicariónticas formadas en el agracejo (eciosporas) sólo pueden infectar el trigo, mientras que las esporas monocariónticas formadas en el trigo (basidiosporas) solamente pueden infectar el agracejo.

Figuras 366-377. Heterobasidiomycetes.

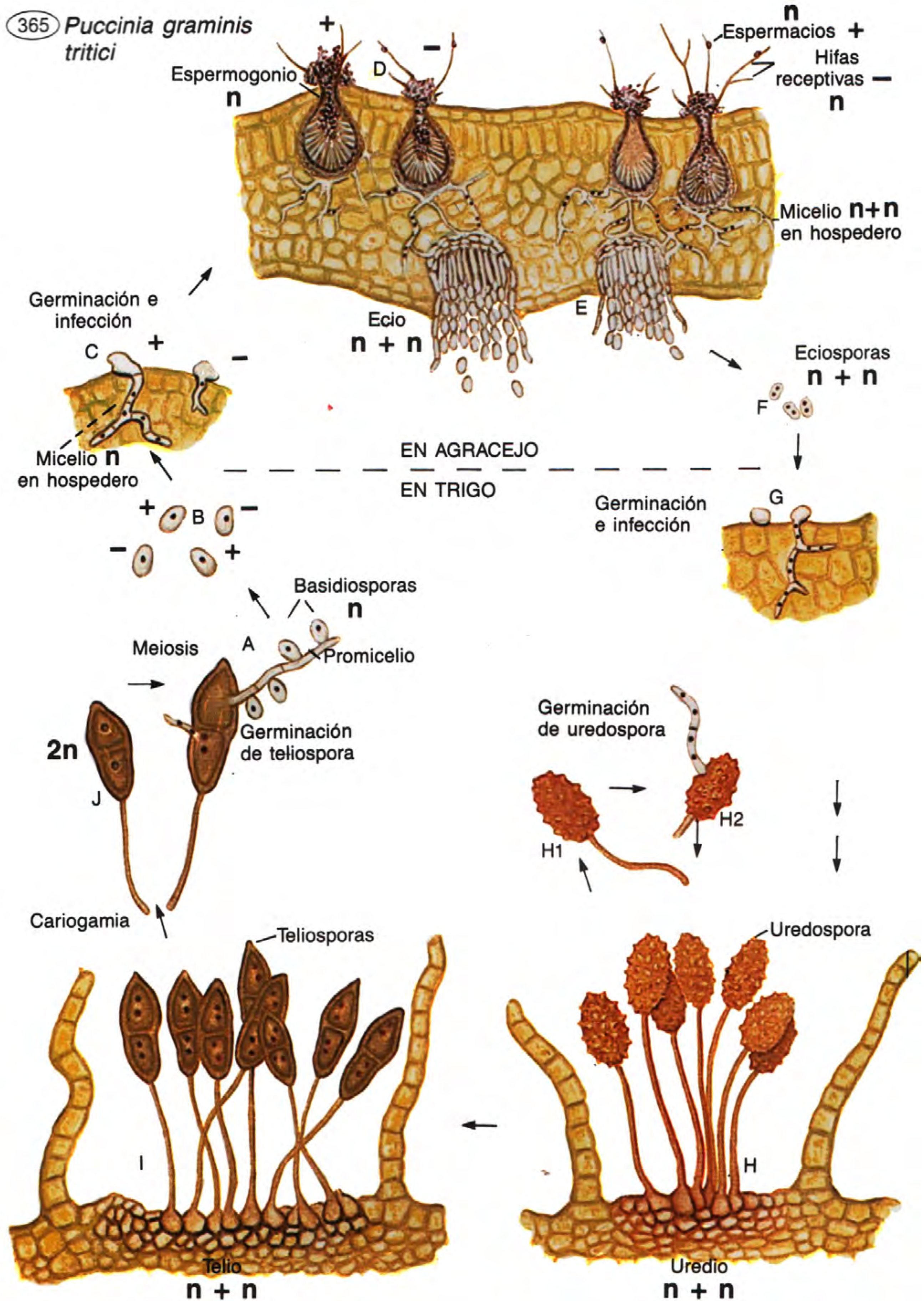
366. Ecios de *Gymnosporangium clavipes* en frutos de tejocote, × 1. **367-372.** Estructuras de *Puccinia graminis tritici*. **367.** Sección longitudinal de un espermogonio parasitando al haz de una hoja de agracejo, × 600. **368.** Sección longitudinal de un ecio parasitando el envés de una hoja de agracejo, × 500. **369.** Uredios (pústulas de color rojo óxido) y telios (pústulas de color negro) parasitando tallos de trigo, × 2. **370.** Sección longitudinal de un uredio en el tejido hospedante, × 300. **371.** Sección longitudinal de tres telios en el tejido hospedante, × 100. **372.** Porción de un telio con teliosporas bicelulares pediceladas, × 240. **373.** Teliospora de *Uromyces phaseoli*, x 650. **374.** Uredosporas de *U. fabae*, x 440. **375.** Eciospora de *Coleosporium solidaginis*, × 1000. **376.** Masa de eciosporas de *Cronartium ribicola* parasitando un cono de pino, × 0.2. **377.** Eciospora de *C. ribicola*, × 1000.

Figura 378. Ciclo de vida de *Ustilago maydis* (Heterobasidiomycetes).

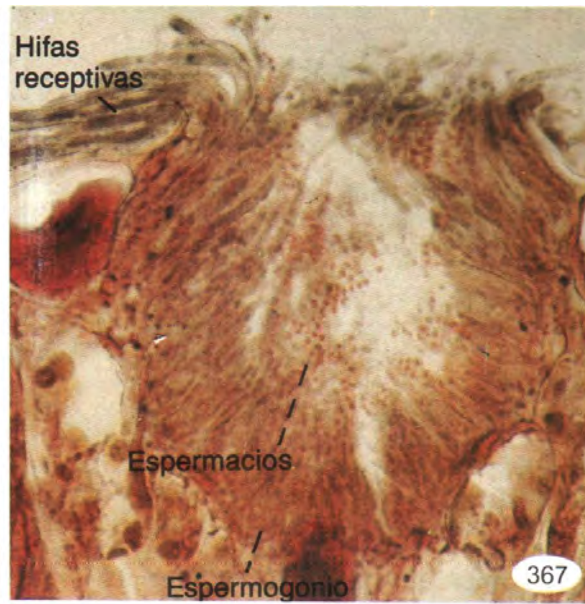
A. Teliosporas jóvenes, binucleadas, formadas por las hifas contenidas en las agallas o soros que se desarrollan en las mazorcas de maíz infectadas. **B-H.** Los dos núcleos de las teliosporas jóvenes se fusionan en las teliosporas maduras, volviéndose uninucleadas y diploides. Durante la germinación, estas esporas forman un tubo germinal dentro del cual migra el núcleo diploide; el tubo crece formando un promicelio y el núcleo se divide por meiosis para originar cuatro núcleos haploides. Después de que en el promicelio hay la formación de tres septos, por gemación se desarrollan cuatro basidiosporas uninucleadas y haploides, las cuales contienen los diferentes genes que controlan la compatibilidad sexual. **H-L.** Las basidiosporas desprendidas son diseminadas por el viento y la lluvia, y al germinar producen un micelio uninucleado que infecta a la planta hospedera. Después, se realiza una dicariotización por somatogarnia de dos micelios compatibles dentro de los tejidos infectados. El micelio dicariόntico es el que lleva a cabo la invasión masiva; se caracteriza por tener fibulas y es el que forma las agallas o soros que contienen a las masas de teliosporas, particularmente evidentes en las mazorcas de la planta.

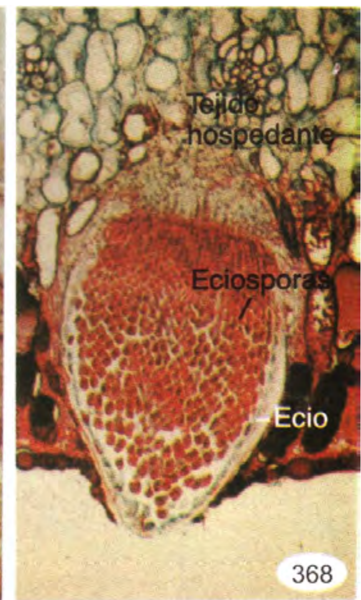
Figuras 379-388. Heterobasidiomycetes.

379. Masas de teliosporas de *Ustilago hordei* parasitando una espiga de cebada, × 1. **380.** Soros con masas de teliosporas de *U. maydis* parasitando una mazorca de maíz, × 1. **381.** Teliosporas de *U. maydis*, × 400. **382.** Teliosporas de *U. nuda*, × 1000. **383.** Masas de teliosporas de *U. nuda* parasitando una espiga de trigo, × 1. **384a** y **b** - **388.** Basidiocarpos de diversas especies. **384a.** *Calocera viscosa*, × 1. **384b.** *C. cornea*, × 1. **385.** *Dacrymyces deliquescens*, × 1. **386.** *Dacryopinax elegans*, × 0.5. **387.** *Phlogiotis helvelloides*, × 1. **388.** *Exidia recisa*, × 1.


365 Puccinia graminis tritici
Espermogonio
n
+
D
−
n
Espermacios +
Hifas receptivas −
n
Micelio n+n en hospedero
Germinación e infección
Ecio
n + n
E
Eciosporas
n + n
F
C
+
−
Micelio n en hospedero
EN AGRACEJO
EN TRIGO
Germinación e infección
G
+
B
−
−
+
Basidiosporas
n
Meiosis
A
Promicelio
Germinación de teliospora
2n
J
Germinación de uredospora
H2
H1
Cariogamia
Teliosporas
Uredospora
I
H
Telio
n + n
Uredio
n + n

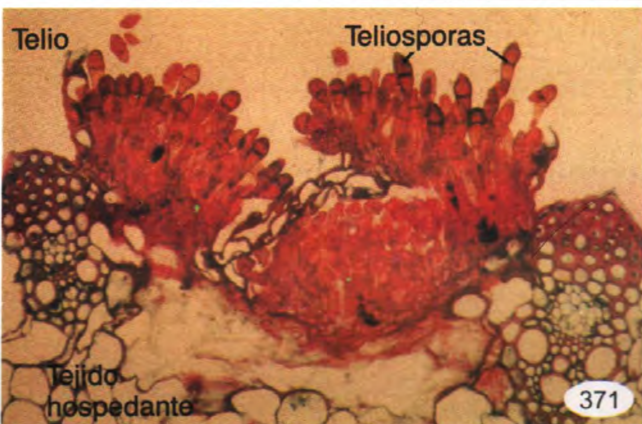

Ecios
366


Hifas receptivas
Espermacios
Espermogonio
367


Tejido hospedante
Eciosporas
Ecio
368

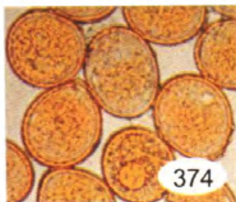

Uredios
Telios
369


Uredio
Uredosporas
Tejido hospedante
370


Telio
Teliosporas
Tejido hospedante
371


372

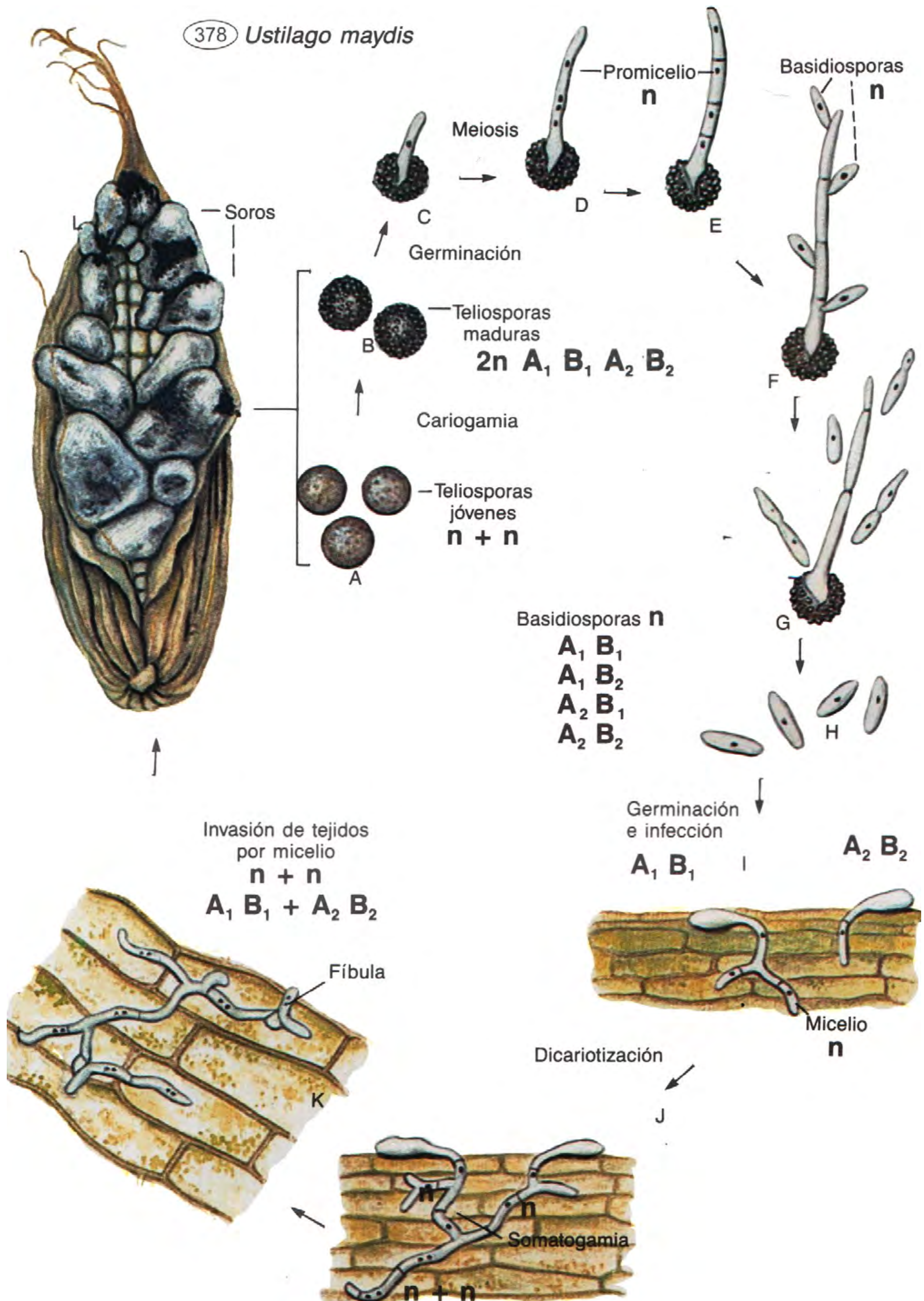

373


374


375


376


377



378 Ustilago maydis
Soros
L
Meiosis
Promicelio
n
Basidiosporas
n
C
D
E
Germinación
Teliosporas
maduras
B
2n A_1 B_1 A_2 B_2
F
Cariogamia
Teliosporas
jóvenes
n + n
A
Basidiosporas n
A_1 B_1
A_1 B_2
A_2 B_1
A_2 B_2
G
H
Germinación
e infección
A_1 B_1
I
A_2 B_2
Invasión de tejidos
por micelio
n + n
A_1 B_1 + A_2 B_2
Fíbula
K
Micelio
n
Dicariotización
J
n
n
Somatogamia
n + n


Teliosporas
379
Teliosporas
380
381
382
Teliosporas
383
a 384
b 384
385
386
387
388

Los ciclos biológicos de los carbones, aunque presentan fases con modalidades peculiares, según las especies, debido al enfoque didáctico de este libro sólo serán ejemplificados con los de dos de sus representantes más comunes en la naturaleza: el de *Ustilago maydis* (figs. 380-381), de la familia Ustilaginaceae, el carbón del maíz o **cuitlacoche** (del náhuatl *cuítlatl*, excremento, y *cochini*, dormir; alude a los soros o agallas de color gris oscuro o negro que se forman en los granos, y debajo de las brácteas, de la mazorca de maíz), y el de *Tilletia caries* (= *T. tritici*), de la familia Tilletiaceae, carbón hediondo o de la hinchazón del trigo. *T. foetida* produce el mismo tipo de enfermedad en el trigo y tiene un ciclo biológico semejante a la última especie mencionada, pero difiere de esta en que sus teliosporas carecen de reticulaciones en la pared celular, característica notoria en *T. caries*.

Puede considerarse que el ciclo biológico de *Ustilago maydis* se inicia con la germinación de las basidiosporas, cada una de las cuales produce un micelio primario, constituido por células uninucleadas, que infecta a la planta hospedante, en particular los tejidos de las inflorescencias femeninas del maíz, en dichos tejidos se efectúa la unión entre las hifas de los micelios compatibles, realizándose, entonces, la dicariotización de estos.

El micelio primario carece de fíbulas, se desarrolla poco y es de corta duración, en tanto que el micelio secundario es fibulado y se ramifica profusamente en los tejidos del hospedante. Llega un momento en que el micelio secundario esporula formando teliosporas. Entonces, el protoplasto de cada una de las células del micelio se redondea y secreta una gruesa pared, pues la pared original se gelatiniza y, en parte, se disuelve; cuando se completa este proceso, el micelio secundario se transforma, casi en su totalidad, en cadenas de teliosporas que semejan clamidosporas, las cuales forman masas compactas de color negro, delimitadas por una membrana, constituyéndose así los telios, también llamados soros o agallas; estos son carnosos y pueden llegar a medir varios centímetros; en México se comen dichos soros.

La teliospora, o probasidio, recién formada es binucleada; cuando madura es uninucleada y diploide, debido a que se efectúa la cariogamia en esta fase del ciclo biológico. Al germinar, la pared de esta espora se rompe, y se forma un pequeño tubo germinal, o promicelio, de crecimiento limitado. Mientras esto sucede, el núcleo diploide se divide por meiosis y los cuatro núcleos resultantes de este proceso pasan al promicelio, el que se divide por medio de tabiques transversales que separan a cada uno de los cuatro núcleos en células independientes. En cada una de estas células uninucleadas haploides se divide el núcleo por mitosis y se forma una yema lateral que constituirá una basidiospora o esporidio a la cual pasa uno de los núcleos resultantes de la mitosis, mientras que el otro núcleo permanece en la célula del promicelio, quedando esta, por tanto, con la capacidad de producir nuevas yemas uninucleadas y haploides. Según esto, el carbón del maíz puede producir un número indefinido de basidiosporas o esporidios.

Al germinar la teliospora, durante la meiosis, hay segregación genética; por tanto, cada uno de los cuatro núcleos del promicelio tiene caracteres genéticos diferentes, ya que este hongo es tetrapolar, es decir, tiene dos pares de genes $A_1B_1 + A_2B_2$ que controlan la compatibilidad sexual. En relación con estos, se producen cuatro tipos de basidiosporas: A_1B_1, A_2B_2, A_2B_1, A_2B_2. Cuando las basidiosporas germinan dan origen a micelios cuyos núcleos tienen únicamente uno de estos pares de genes, de manera que sólo es posible la dicariotización mediante la fusión de micelios compatibles, es decir, que permitan la complementación de los dos pares de genes mencionados.

El ciclo biológico de *Tilletia caries* es semejante al descrito para *U. maydis*, pero el promicelio resultante de la germinación de la teliospora no se tabica, y los ocho núcleos haploides resultantes de la meiosis y de una mitosis posterior a esta migran hasta el ápice del promicelio, en el que se forman ocho basidiosporas cilíndricas, cada una de las cuales contiene uno de los ocho núcleos mencionados. Entre cada dos basidiosporas compatibles, cuando estas se mantienen aún sobre el promicelio, se establece un tubo de copulación, formándose así cuatro piezas en H constituidas cada una de ellas por un par de basidiosporas con su tubo de copulación. De estas piezas en H se desarrolla un corto micelio dicarióntico que da origen a conidios binucleados sostenidos por sus correspondientes esterigmas. Tanto los micelios binucleados que se originan de las piezas en H, como los que provienen de los conidios, pueden infectar al hospedante. En este se desarrolla el micelio binucleado, hasta que llega el momento de la esporulación, en el que se forman las teliosporas, también binucleadas mientras no se efectúa la cariogamia. Una vez efectuado este fenómeno, las teliosporas uninucleadas diploides, ya maduras, forman sus correspondientes tubos germinales o promicelios.

Control de los carbones. Este puede lograrse mediante alguno de los siguientes procedimientos:

1] Espolvorear los granos o semillas con un fungicida para evitar que las plántulas se infecten con las esporas depositadas sobre la superficie de los granos o semillas.

2] Tratamiento de los granos o semillas con agua caliente para evitar la infección de las plántulas con el micelio que puede desarrollarse en aquellas debido a la infección de los ovarios de las flores a través de sus estigmas.

3] Rociar y espolvorear las plantas susceptibles, con fungicidas, para evitar la infección por esporas que llegan con el viento, los insectos o algún otro medio.

4] Usar variedades resistentes cuando se ha logrado la selección genética de las mismas.

Otros Ustilaginales. Son muchas las especies importantes de este orden, entre ellas las siguientes, que ocasionan diversos tipos de carbones.

De la familia Ustilaginaceae:

Ustilago avenae y *U. kolleri* (de la avena); *U. tritici* (del trigo y del centeno); *U. nuda* (figs. 382- 383) y *U. hordei* (fig. 379, de la cebada); *U. scitaminea* (de la caña de azúcar); *U. striiformis* y *U. cynodontis* (de varias especies de gramíneas: céspedes y pastos); *U. violacea*

(de las anteras de las flores de varias especies de plantas, como el clavel cultivado); *Sphacelotheca sorghi* (del sorgo); *S. reiliana* (del sorgo y del maíz), y *Farysia merrillii* (de plantas de la familia de las ciperáceas).

De la familia Tilletiaceae:

Tilletia decipiens (de gramíneas del género *Agrostis*, o agróstides, de importancia en la formación de céspedes y en la praticultura, a las que este carbón les produce enanismo); *Urocystis cepulae* (de la cebolla); *Entyloma ellisii* (de la espinaca); *E. dabliae* (de las dalias), y *Entorrhiza cypericola* (forma agallas en las raíces de plantas de la familia de las ciperáceas).

De la familia Graphiolaceae:

Graphiola phoenicis (de las hojas de palmas como el datilero, *Phoenix dactylifera*).

Orden Tremellales

Quedan incluidos en este grupo algunos parásitos de plantas, los septobasidiáceos, parásitos de insectos, y los hongos gelatinosos u hongos temblones. Aunque los cuerpos fructíferos de estos últimos generalmente tienen la consistencia de la gelatina cuando están húmedos, son córneos en el estado seco y, algunas veces, ceráceos, membranáceos o cartilaginosos.

Los representantes de este orden, en su mayor parte, son saprobios; se desarrollan sobre cortezas de troncos y ramas de árboles vivos y muertos y sobre fragmentos de madera en putrefacción, en los bosques de regiones cálidas y templadas.

El micelio primario se forma cuando germina una espora uninucleada haploide (en particular, una basidiospora o un conidio); a veces, estos micelios pueden fragmentarse para formar artrosporas, y estas, al desarrollarse, también dan origen a otros micelios primarios. El micelio secundario, dicarióntico, se forma mediante la fusión de dos hifas compatibles del micelio primario, monocarióntico. Una vez efectuada la dicariotización, el micelio secundario, que con frecuencia es fibulado, en la mayoría de los casos se organiza para formar el micelio terciario, característico de los cuerpos fructíferos o basidiocarpos, en los cuales se producen los basidios y las basidiosporas.

Los basidiocarpos, por lo común, están bien desarrollados y pueden presentarse en una gran diversidad de tamaños, colores y formas: desde unos cuantos milímetros hasta varios centímetros; de color blanquecino, amarillo, anaranjado, rojizo, moreno o negruzco. Los hay inconspicuos, aplanados y extendidos, o levantados sobre el sustrato, sésiles o con estípite, espatulados, cilíndricos, candelabriformes, coraliformes, foliosos, discoidales, acopados, en forma de cojín, de abanico o de oreja. Muchas de estas formas son de superficie lisa, pero también pueden ser lobuladas o plegadas, de manera regular o irregular, y la parte fértil o himenio, en la cual se desarrollan los basidios y las basidiosporas, se presenta lisa, rugosa, porosa o dentada.

Los basidios, en la mayoría de los casos, se producen en un himenio bien definido; por lo común son fragmobasidios, motivo por el cual algunos autores incluyen a los hongos que tienen este tipo de basidios en la clase Phragmobasidiomycetes.

En la familia Tremellaceae los basidios maduros quedan divididos en cuatro células, mediante la formación de tabiques dispuestos en cruz y en sentido vertical. En tanto que, en las familias Auriculariaceae y Septobasidiaceae, los basidios se dividen en sentido transversal. Algunas veces, los basidios presentan septos fragmentados o están tabicados sólo parcialmente en sentido vertical, hacia la base, como en *Metabourdotia* y *Pseudotulasnella* de la familia Tulasnellaceae; los basidios de *Tulasnella*, el otro género representante de esta última familia, así como en la familia Ceratobasidiaceae, no son tabicados, y en los hongos de la familia Dacrymycetaceae sólo están hendidos, en sentido vertical, tomando forma de diapasón; por este motivo, algunos autores incluyen estas tres últimas familias en la clase Holobasidiomycetes, y aunque en el presente libro se incluyen en la clase Heterobasidiomycetes, debido a la consistencia de sus basidiocarpos y a sus ciclos biológicos, pueden considerarse en la transición de las dos clases mencionadas.

Las basidiosporas generalmente son descargadas con violencia y, en muchos casos, son repetitivas, es decir, de una basidiospora primaria que se origina en un basidio, se forma otra basidiospora, la basidiospora secundaria, o bien las basidiosporas pueden producir conidios que al germinar dan origen a micelios primarios.

Los ciclos biológicos de este grupo presentan modalidades según las familias, los géneros y las especies. El ciclo biológico de *Auricularia auricula*, hongo lignícola de la familia Auriculariaceae, llamado oreja u oreja de Judas, común en los bosques templados y fríos, será descrito como ejemplo representativo (figs. 389, 393). Es una especie de basidiocarpo grande (de 4 a 10 cm), sésil, liso, de color moreno rojizo, auriculiforme, discoidal o algo acopado, gelatinoso y elástico cuando está húmedo y algo cartilaginoso o membranáceo cuando pierde agua; esta fructificación es gimnocárpica, pues el himenio queda expuesto desde que empieza a formarse; dicho himenio se encuentra situado, en este caso, en la parte inferior del basidiocarpo. Los basidios que se desarrollan en el himenio son inicialmente dicariónticos igual que las hifas de donde se originan; en ellos se efectúa la cariogamia y el núcleo diploide, resultante de este fenómeno, se divide por meiosis, de manera que se forman cuatro núcleos haploides. El basidio joven, que es cilíndrico o fusiforme, se divide en cuatro células por medio de tres tabiques transversales, quedando un núcleo haploide en cada una de estas células, las cuales forman sendas ramas cilíndricas largas y delgadas que crecen paralelamente y hacia el ápice, en relación con la estructura de cuatro células que se formó de la manera mencionada y que constituye el hipobasidio, en tanto que las cuatro ramas de este, que se prolongan como brazos, representan el epibasidio. En el ápice de cada uno de estos brazos se produce, sobre su correspondiente esterigma o **espículo**, una basidiospora arriñonada a la cual pasa, a través del brazo epibasidial, el núcleo haploide de la célula del hipobasidio que dio origen a dicho brazo. Algunos autores consideran que los brazos del epibasidio son esterigmas muy lar-

gos con un espículo en el ápice.

Las basidiosporas, uninucleadas y haploides, cuando van a germinar se vuelven bicelulares o pluricelulares, debido a que se forman en ellas tabiques transversales; emiten tantos tubos germinativos como células presentan. Estos tubos germinativos se desarrollan para dar origen, directamente, a micelios primarios, o bien primero se forma un conidio en el extremo de cada uno de dichos tubos y, cuando germina cada uno de estos conidios, se forman los micelios primarios. Cuando los micelios primarios monocariónticos y compatibles se unen, se forma un micelio secundario dicarióntico cuyas hifas presentan fíbulas, y que al fructificar forma un micelio terciario, también dicarióntico, que forma el basidiocarpo antes descrito.

Otros Tremellales. Se indicarán representantes de las siguientes familias.

De la familia Auriculariaceae:

Auricularia delicata (figs. 394a-394b), *A. polytricha* (fig. 396) y *A. fuscosuccinea* (fig. 397) son especies comúnmente llamadas orejas, usadas como alimento en las regiones tropicales. Las dos últimas, cultivadas en China sobre troncos de árboles, son muy estimadas para la preparación de diversos alimentos de estilo oriental y, en estado seco, con el nombre de hongo negro, constituyen un importante material de exportación a todo el mundo.

Helicobasidium purpureum, cuyo estado micelial ha recibido el nombre de *Rhizoctonia crocorum*, es un parásito que produce la pudrición violeta de la raíz en plantas vasculares, entre otras, el azafrán (*Crocus sativus*), el clavel, el trébol, el espárrago, el apio, la zanahoria, la caña de azúcar, la remolacha y la papa.

Eocronartium muscicola y *Jola javanensis* son parásitos de musgos.

De la familia Tremellaceae:

Tremella mesenterica (fig. 392), *T. lutescens* (fig. 391) y *T. fuciformis*, que se desarrollan sobre troncos podridos, formando masas gelatinosas translúcidas irregulares o cerebriformes, blancas, amarillas o anaranjadas. La última especie mencionada, que debido a su color blanco se conoce con el nombre de hongo nieve en Indonesia, así como otros representantes de la misma familia, en particular *Pseudohydnum gelatinosum* (fig. 390) y *Phlogiotis helvelloides* (fig. 387), son comestibles. También crecen sobre troncos húmedos o ramas muertas de árboles, *Exidia recisa* (fig. 388) y *E. glandulosa*, con basidiocarpos gelatinosos o acopados, de color moreno o moreno rojizo, así como *Ductifera pululahuana*, que forma masas gelatinosas opacas, vesiculosas, irregulares o cerebriformes, de color blanco grisáceo o amarillento.

De la familia Dacrymycetaceae:

Dacrymyces deliquescens (fig. 385) y *D. palmatus*, que forman masas gelatinosas pequeñas, de color amarillo anaranjado, sobre cortezas de árboles. *Dacryopinax elegans* (fig. 386) presenta el esporóforo cartilaginoso, de color amarillo o anaranjado, en forma de cuchara, sobre cortezas de árboles.

Calocera viscosa (fig. 384a) y *C. cornea* (fig. 384b), cuyos basidiocarpos lignícolas, gelatinosos, ceráceos, amarillo-anaranjados y cilíndricos o claviformes, algo ramificados, se desarrollan en bosques húmedos.

De la familia Septobasidiaceae:

Incluye sólo el género *Septobasidium* que parasita insectos llamados escamas o cochinillas, de las familias Diaspididae y Coccidae (superfamilia Coccoidea), principalmente del género *Aspidiotus* (orden Homoptera), antes llamado, en general, cóccidos, los cuales a su vez son parásito que atacan numerosas plantas silvestres y cultivadas. El hongo forma tapetes miceliales característicos que cubren a los insectos; estos se alimentan de los tejidos vivos de la planta hospedante, en tanto que el micelio del hongo penetra en el cuerpo de los insectos, de los cuales absorbe material nutritivo. No obstante, los insectos no mueren por la invasión del hongo; por el contrario, quedan protegidos de posibles enemigos y de los cambios del ambiente, por lo que se considera que la asociación insecto-hongo es simbiótica, pero las plantas atacadas por los insectos escama sufren grandes daños y llegan a morir. Una especie importante es *S. pseudopedicellatum*, que se desarrolla sobre cochinillas (Coccoidea) que parasitan fresnos (*Fraxinus*). *S. crinitum* (fig. 397) es otra especie parásita de cóccidos, los cuales a su vez parasitan plantas del género *Myrsine*. A menudo cubre extensas áreas en las ramas de los árboles, sobre los insectos, o directamente sobre las plantas parasitadas, ocasionando estados patológicos llamados escobas de brujas.

De las familias Tulasnellaceae y Ceratobasidiaceae pueden ser citadas como especies representativas: *Tulasnella anceps* y *Ceratobasidium conigenum*, respectivamente. En general, los miembros de estas familias tienen basidiocarpos, por lo común ceráceo-gelatinosos, extendidos y resupinados, es decir, con el himenio en la parte superior, ya que la parte inferior de la fructificación queda adosada al sustrato.

CLASE HOLOBASIDIOMYCETES

Esta clase comprende los hongos llamados comúnmente setas; hongos clavas, corales o escobetas; hongos en repisa o ménsula; falos, cuernos u hongos hediondos; bolas de hongo, bejines, cuescos o terneritas, falsas trufas; estrellas de tierra, y nidos de pájaro.

En estos hongos los basidios permanecen unicelulares (**holobasidios**), es decir, no se fragmentan por medio de tabiques, aun en la madurez. Los basidios maduros, o metabasidios, son claviformes, y en la región apical producen basidiosporas sobre sus correspondientes esterigmas. Cada basidio forma entre una y ocho basidiosporas, generalmente cuatro. Las basidiosporas, en la mayoría de las especies, son disparadas con fuerza al separarse de los esterigmas.

La parte fértil de los hongos de este grupo, que generalmente se encuentra dispuesta en un estrato defi-

nido, o himenio, en el cual se forman los basidios y las basidiosporas, se organiza de distinta manera según los grupos taxonómicos en que se divide esta clase. Dicho himenio se forma, usualmente, en un cuerpo fructífero definido o basidiocarpo, de muy diversos tamaños, colores y formas, característico de cada especie; el orden Exobasidiales es una excepción, pues sus representantes no presentan basidiocarpo.

El micelio vegetativo está constituido por hifas que tienen septos doliporos y, según las especies, también pueden tener con frecuencia fíbulas o conexiones en grapa.

En muchas especies, hay reproducción asexual por medio de conidios, oídios y artrosporas, aunque esta no es tan constante como en otros grupos de hongos.

Los holobasidiomicetes son los hongos más conspicuos y abundantes en las praderas y en los bosques, donde se desarrollan en el suelo, en los excrementos de los animales, sobre los troncos de los árboles vivos o muertos o sobre madera en putrefacción.

El ciclo de vida o ciclo biológico es muy semejante, en los aspectos fundamentales, en todos los órdenes de la clase; las diferencias principales corresponden a la morfogénesis, o sea, la manera en que el basidiocarpo se desarrolla y finalmente toma su forma definitiva. Por este motivo, se explicará como modelo de esta clase el ciclo de vida del agárico campestre, *Agaricus campestris*, llamado comúnmente en varios lugares hongo llanero, hongo de San Juan o sanjuanero por crecer en los llanos y praderas, y porque en ciertas regiones empieza a aparecer en junio, al iniciarse la temporada de lluvias, por el día de San Juan.

Las basidiosporas haploides de *A. campestris*, al germinar, forman micelios primarios de células haploides, los cuales se unen cuando son compatibles; de esta manera se forma el micelio secundario, dicarióntico o dicariofásico. No se pueden unir las células haploides del mismo micelio primario, monocarióntico o haplofásico, porque el hongo es heterotálico, como es el caso de la mayoría de las especies de los holobasidiomicetes. En ocasiones, no se forman micelios monocariónticos, pues los tubos de germinación, más o menos desarrollados, se unen y forman una primera célula dicarióntica que da origen al micelio secundario. Este es el estado más importante de la fase vegetativa del hongo, pues el micelio primario, que también forma parte de esta fase, generalmente dura poco tiempo en el suelo, donde se desarrollan los micelios vegetativos desde la superficie del suelo hacia el medio subterráneo.

Después de algún tiempo en que el micelio secundario se ha desarrollado profusamente en el suelo, se empiezan a formar en él los primordios de los basidiocarpos o cuerpos fructíferos , como pequeños nódulos de micelio compacto, que serán el inicio de la fase reproductora sexual, con la formación del micelio terciario, también dicarióntico, el cual, mediante los procesos morfogenéticos característicos de la especie, da origen a un basidiocarpo en forma de sombrilla que, por ser típico de los agáricos, se dice entonces que es agariciforme.

El basidiocarpo está constituido por un **estípite** o columna que sostiene una estructura cupuliforme llamada **píleo** o sombrero, en cuya parte cóncava o inferior se encuentran numerosas **láminas** o agallas dispuestas en forma radial.

En el basidiocarpo joven estas láminas quedan cubiertas, en la parte inferior, por una membrana delgada que recibe el nombre de **velo**. Este velo se rompe al madurar el basidiocarpo, quedando en forma de **anillo** membranáceo en la parte superior del estípite. Las láminas de este hongo, forradas por el himenio, o sea, el estrato fértil donde se forman los basidios y las basidiosporas, después de haberse efectuado los procesos sexuales de cariogamia y meiosis, en un principio son de color blanco o rosado, pero a medida que las basidiosporas maduran, toman una coloración morena oscura purpúrea.

Las basidiosporas en masa, o cuando forman una impronta o esporada, tienen la misma coloración. Estas basidiosporas son haploides y se forman en número de cuatro en el ápice de cada basidio sobre sendos esterigmas, de donde se desprenden con fuerza al madurar; debido a esto se forma una impronta o esporada en la que aparece marcada la disposición de las láminas radiales cuando se coloca el píleo sobre un papel blanco, de celofán o de otro tipo, que permita apreciar el contraste de color oscuro de la masa de basidiosporas. Estas, al germinar, dan inicio a un nuevo ciclo.

Como el himenio se encuentra encerrado en el basidiocarpo joven o botón y queda parcialmente expuesto al ambiente, poco antes de la maduración de las esporas, cuando el velo se rompe, se dice que el basidiocarpo es **hemiangiocárpico**; esto difiere de otros hongos que tienen el himenio desnudo en todas las etapas de su desarrollo, caso en el que el cuerpo fructífero se denomina **gimnocárpico**, y también difiere de los hongos que se mantienen cerrados, por lo menos hasta el momento en que el himenio se desintegra y las esporas maduran, caso en el que el cuerpo fructífero se denomina **angiocárpico**. En algunos casos, los tipos de desarrollo hemiangiocárpico y gimnocárpico son aparentemente angiocárpicos; este es el caso del cuerpo fructífero **seudoangiocárpico**.

La fig. 408 ilustra el ciclo de vida de *Coprinus lagopus*, el cual ha sido muy bien estudiado; este es muy semejante al de *A. campestris* pero difiere en la producción de oídios y en la generación de clamidosporas.

La clase Holobasidiomycetes se divide en dos subclases con las siguientes características diferenciales:

• Subclase Hymenomycetidae. Sus representantes pueden ser tanto gimnocárpicos como hemiangiocárpicos. Poseen un himenio que se puede formar como una capa plana sobre la superficie de una planta hospedera, o bien sobre o dentro de cuerpos fructíferos o basidiocarpos, caso en el cual se encuentra dispuesto en poros o alvéolos, en tubos, sobre dientes o aguijones, o sobre láminas o agallas. Las basidiosporas son disparadas con fuerza. En cuanto a dimensiones y consistencia, los basidiocarpos pueden ser pequeños, medianos o grandes, desde carnosos y más o menos frágiles y efímeros hasta leñosos y de vida larga o perenne.

• Subclase Gasteromycetidae. Incluye hongos angiocárpicos. El himenio se desintegra al madurar el basidiocarpo, de manera que sólo puede ser observado en los basidiocarpos jóvenes, y el cuerpo fructífero maduro sólo contiene la masa de esporas con diversos elementos miceliales entremezclados que, en conjunto, constituyen la gleba, delimitada por la pared del basidiocarpo o peridio, que está constituida por una, dos o más capas. Las basidiosporas no se desprenden con fuerza de los esterigmas. Los basidiocarpos son desde muy pequeños hasta muy grandes, carnosos, gelatinosos, membranáceos o coriáceos, frágiles y de vida corta o más o menos persistentes y de vida larga.

Subclase Hymenomycetidae (himenomicetes)

Comprende los siguientes órdenes:

• Orden Exobasidiales. Sin basidiocarpo; el himenio se forma como una capa plana sobre la superficie de las plantas hospedantes parasitadas; los basidios se originan directamente de las células apicales de las hifas somáticas dicariónticas situadas debajo de la epidermis del hospedante, la cual se rompe en el momento de emerger los basidios por encima de ella.

• Orden Agaricales. Con basidiocarpos generalmente hemiangiocárpicos, ocasionalmente gimnocárpicos o seudoangiocárpicos; carnosos, blandos, efímeros, putrescentes; de forma de sombrilla, con un estípite central y un píleo, aunque a veces los basidiocarpos pueden ser sésiles o estar lateralmente unidos al sustrato; el himenio se forma en tubos o en láminas que se desarrollan en la superficie inferior del píleo; los basidios maduran más o menos simultáneamente.

• Orden Aphyllophorales. Con basidiocarpos gimnocárpicos, membranáceos, papiráceos, carnosos, coriáceos, carnoso-coriáceos, suberosos o leñosos; efímeros, persistentes o perennes; de forma de costra, de sombrilla o de quitasol con el estípite excéntrico, de clava o de coral; el himenio se forma en una parte o en toda la superficie del basidiocarpo, o bien en alvéolos, en tubos, sobre dientes o aguijones, o sobre pliegues y, ocasionalmente, en tubos ensanchados, reticulados y anastomosados en forma de canales o de láminas; los basidios maduran de manera escalonada.

Orden Exobasidiales

Comprende hongos parásitos de plantas vasculares, tanto silvestres como cultivadas. La familia de plantas hospedantes más afectada es la de las ericáceas, en particular los géneros *Vaccinium* y *Rhododendron*, pero también son susceptibles a la infección de estos hongos las saxifragáceas, las teáceas y las lauráceas, entre otras. A estas plantas les ocasionan tumefacciones de los órganos parasitados debido a la hipertrofia de las células de los tejidos enfermos que, con frecuencia, toman una coloración roja; también les ocasionan estados patológicos llamados escobas de brujas, agallas y añublos o tizones. Varias especies han podido ser cultivadas en forma pura en medios preparados en el laboratorio.

Este orden sólo comprende el género *Exobasidium*, de la familia Exobasidiaceae, ya que el género *Kordyana*, que también se incluía en esta familia, ha sido segregado como sinónimo de *Brachybasidium*, que comprende especies parásitas de plantas tropicales (por ejemplo *B. pinangae*, parásito de hojas de palmas), para constituir el orden Brachybasidiales. Esta segregación se basa en que los pocos representantes que se conocen del género *Brachybasidium* no producen los basidios directamente en las células vegetativas dicariónticas; primero se forman probasidios de paredes gruesas y, de cada uno de estos, emerge un metabasidio cilíndrico, estableciéndose entonces una constricción entre el probasidio persistente y el metabasidio.

El género *Exobasidium* comprende especies parásitas de hojas, tallos, flores y frutos de las plantas susceptibles. Dichas especies producen basidiosporas uninucleadas haploides que germinan por gemación, a la manera de las levaduras, produciendo blastosporas, al menos en medios microbiológicos de cultivo, aunque también pueden formar directamente tubos germinativos. Tanto de estos como de las blastosporas se desarrollan micelios primarios haploides. Después se forman los micelios secundarios dicariónticos por la unión de células compatibles, incluyendo las de un mismo micelio primario, al menos cuando el hongo es homotálico, lo que ha sido demostrado sólo en ciertos casos, por ejemplo en *E. rhododendri*. Ambos micelios se desarrollan en el hospedante en forma intercelular.

Los micelios dicariónticos intercelulares producen haustorios; con los que absorben su alimento de las células del hospedante. Cuando estos micelios van a formar los basidios, varias hifas se proyectan hacia la superficie del órgano parasitado, se abren paso entre las células epidérmicas y rompen la cutícula del mismo. Los basidios, que son cilíndricos o claviformes, se originan directamente de las células apicales dicariónticas constituyendo una capa himenial densa, difusa, de extensión indefinida, en la superficie del órgano del hospedante infectado por el hongo. Cada basidio lleva de dos a ocho basidiosporas sobre sus correspondientes esterigmas.

Algunas especies del género *Exobasidium* son las siguientes:

E. vexans. Tiene mucha importancia económica, debido a que ocasiona el añublo o tizón de ampollas sobre las hojas del té; esta enfermedad consiste en la formación de ampollas, abolladuras o agallas en dichas hojas.

E. camelliae. Produce hipertrofia y deformación en los botones florales y las hojas de la camelia. *E. azaleae* (fig. 398) produce los mismos efectos en las azaleas.

E. vaccinii. Produce agallas en las hojas y flores de los rododendros silvestres y de las azaleas cultivadas en invernaderos (*Rhododendron* spp.), así como en los arándanos (*Vaccinium oxycoccos*, *V. myrtillus* y *V. uliginosum*).

E. rhododendri. Causa la formación de grandes agallas vesiculares en las hojas de especies silvestres del género *Rhododendron*.

E. discoideum. Causa grandes hipertrofias (hasta de

3 a 5 cm de altura) en las azaleas (varias especies del género *Rhododendron*).

Orden Agaricales

Este extenso y diversificado orden incluye las típicas setas, también llamadas hongos en sombrilla, que comprenden entre sus modalidades a los agáricos y a los boletos (empleando estos términos en sentido amplio).

Los agáricos, antes clasificado~ sólo en la familia Agaricaceae, pero en la actualidad distribuidos en varias familias, forman su himenio sobre la superficie de láminas o agallas que generalmente se desarrollan en la parte inferior de la porción ensanchada y emergente del basidiocarpo, el cual es casi siempre carnoso y tiene una forma característica llamada agaricoide, semejante a una sombrilla, con pie o estípite central (a veces excéntrico), y un sombrero o píleo que es la formación ensanchada de la fructificación (figs. 404-406). Los boletos, generalmente incluidos, en su totalidad, en la familia Boletaceae, llevan su himenio sobre la superficie interna de tubos dispuestos en la parte inferior del píleo del basidiocarpo (fig. 400); este último es carnoso y tiene una forma semejante a la de los agáricos. El conjunto de tubos o de láminas de la fructificación constituye el **himenóforo**. Este puede ser adherido si está unido al estípite; decurrente cuando además desciende por el estípite, debajo de la línea de inserción, y libre si está separado del mismo.

Generalmente, los basidiocarpos presentan una estructura más o menos uniforme. No obstante, pueden distinguirse diferencias, por ejemplo en la estructura del epicutis o capa más externa de la superficie del píleo; en los tipos de cistidios o estructuras estériles que sobresalen del himenio, y principalmente en el arreglo del tejido fundamental o interno de las láminas, llamado **contexto** o **trama** de las mismas (fig. 405). Este puede ser **homómero** si está constituido sólo por hifas, y **heterómero** si está compuesto por hifas y, además, por células esféricas llamadas **esferocistes**; o por hifas laticíferas, que son las que llevan látex o jugo lechoso.

El contexto o trama de tipo homómero, a su vez, es regular si las hifas están dispuestas más o menos paralelamente. Si las hifas divergen (contexto divergente), este puede ser bilateral o bien inverso; en el primer caso, hay una banda central angosta de hifas paralelas de la cual divergen ramas paralelas que se doblan hacia el subhimenio (capa de hifas situada debajo del himenio) en dirección del borde de la lámina; en el segundo caso, las hifas que divergen de la banda central de hifas se unen al subhimenio en dirección contraria al borde de la lámina. También es importante la estructura del tejido del píleo. Se denomina contexto o trama del píleo al tejido fundamental de este último. Por otra parte, el estípite, presente en la mayoría de las setas, tiene características peculiares de organización histológica.

El basidiocarpo o fructificación de las setas comienza a desarrollarse a expensas del micelio secundario dicarióntico como un cuerpo breve, esferoidal, que se conoce con el nombre de primordio o botón, que a su vez representa el inicio del micelio terciario, también dicarióntico, característico de esta fructificación. Este primordio o botón presenta varias modalidades en su desarrollo hasta alcanzar su madurez. El género *Amanita*, por ejemplo, da origen a un cuerpo fructífero que en su estado joven está cubierto por un **velo universal**, el cual se rompe cuando la fructificación crece, quedando restos del mismo generalmente a manera de costras o verrugas sobre el píleo, y como una vaina o copa, llamada **volva**, que rodea la base del estípite, cuya forma y disposición son características según las especies; además, las especies de este género tienen un **velo parcial** (fig. 406) que cubre las láminas, el que, al romperse cuando la fructificación alcanza la madurez, permanece como un anillo quti rodea la parte superior del estípite, quedando al descubierto las láminas de color blanco o, excepcionalmente, amarillo. En el género *Amanitopsis*, semejante al anterior, se forma volva pero falta el anillo. En el género *Agaricus* el cuerpo fructífero rara vez presenta volva pero siempre tiene un anillo; las láminas son blancas o de color rosado pálido en los basidiocarpos jóvenes, pero cuando estos maduran aquellas generalmente cambian a un color moreno oscuro o purpúreo negruzco. En el género *Cortinarius* tampoco se presenta volva; el velo parcial se modifica quedando en forma de una **cortina** constituida por fibrillas dispuestas a manera de telaraña, y las láminas son generalmente de color pardo o moreno, aunque también pueden ser ocres, rojas o violáceas. En el género *Coprinus* falta la volva, el anillo es fugaz y las láminas son **delicuescentes** al madurar, es decir, se convierten en una masa fluida.

La fructificación, o basidiocarpo, que presenta las modalidades fundamentales descritas, es el aparato esporífero donde se forman las basidiosporas, que son esporas de origen sexual, pues resultan de la cariogamia y la meiosis que se efectúan en los basidios sobre los cuales estas basidiosporas se desarrollan.

Es importante precisar la forma, el tamaño, la estructura y la ornamentación de las basidiosporas para poder distinguir las especies de setas. Además, tradicionalmente, el color de las basidiosporas y en particular el de la impronta de las mismas, o esporada (depósito de esporas), ha sido utilizado para distinguir las setas en los siguientes grupos principales: *a)* leucospóreos, de esporada blanca; *b)* rodospóreos, de esporada rosada o rojiza; *c)* iantinospóreos, de esporada pardo-purpúrea; *d)* ocrospóreos, de esporada amarilla, ocre o morena, y *e)* melanospóreos, que forman una esporada negra.

Algunos ejemplos de Agaricales. De las familias y del gran número de géneros y especies de este orden, sólo se hará mención de un cierto número de los más sobresalientes.

• Familia Boletaceae. El himenio se encuentra forrando el interior de tubos, los cuales generalmente pueden ser separados con facilidad de la parte inferior del píleo, que desembocan en poros de forma, tamaño y color característicos según las especies. El color de la esporada es variable, desde amarillo ocre, moreno claro, oliváceo o rosado, hasta moreno oscuro o negruzco. Comprende varios géneros cuyas espe-

cies son frecuentemente micorrícicas.

En el caso de los boletáceos, es fácil distinguir las especies tóxicas de las comestibles porque en las primeras las fructificaciones presentan poros rojos o adquieren tintes azutes y verdosos cuando son cortadas, heridas o frotadas, o bien se combinan ambas características, las que también pueden presentar algunas especies comestibles, aunque las más apreciadas de estas presentan poros blancos o amarillos y conservan el color blanco o rosado que es característico de la parte interior del píleo y del estípite.

El género *Boletus* comprende numerosas especies con esporas generalmente alargadas y lisas, esporada moreno olivácea y fructificaciones carnosas que pueden ser relativamente grandes. *B. edulis* (figs. 636, 643) y *B. pinicola* (fig. 399) son muy apreciadas entre las comestibles; *B. satanas* (fig. 611) es tóxica. Las dos primeras especies tienen la carne blanca o amarillenta y esta no cambia de color, aunque la segunda la puede tener de color rosa debajo de la cutícula, o parte superficial del píleo; presentan poros blancos, amarillentos o ligeramente rosados; la superficie del píleo de *B. edulis* es amarillenta clara o gris amarillenta, a veces con el centro moreno rojizo, en tanto que *B. pinicola* la presenta morena rojiza uniforme o con partes decoloradas; ambas especies tienen un estípite o pie blanco, a veces algo amarillento, ancho y reticulado. *B. satanas* tiene la carne blanca o amarillenta pero cambia a azul intenso al ser expuesta al aire; presenta el píleo blanquecino o amarillo claro grisáceo, y los poros de color rojo mamey o amarillento. *B. erythropus* (fig. 642) también vira a azul cuando es cortado, pero el píleo y la base del estípite son de color rojo intenso.

El género *Strobilomyces* abarca pocas especies con las basidiosporas morenas, casi negras, globosas o subglobosas y ornamentadas. *S. floccopus* produce fructificaciones de color moreno violáceo o casi negro, cuyo píleo está cubierto de escamas gruesas; es comestible pero poco estimado como alimento. Algunos autores lo separan en la familia Strobilomycetaceae.

• Familia Russulaceae. El himenio se encuentra sobre láminas frecuentemente **decurrentes** y, a diferencia de las siguientes familias del orden Agaricales, presenta esferocistes (fig. 657) en la trama heterómera de las mismas y en el contexto del píleo. La esporada es blanca y las basidiosporas presentan ornamentación **amiloide**, es decir, que adquiere tonalidades azules con el iodo por contener sustancias amiláceas.

El género *Russula* comprende numerosas especies con fructificaciones frágiles y quebradizas, en particular las láminas, y con frecuencia de brillantes colores. *R. brevipes* (fig. 636), *R. olivacea*, *R. delicata* (fig. 656) y *R. cyanoxantha* son especies comestibles. La primera tiene fructificaciones blancas, incluyendo el pie, que es corto y ancho; las siguientes dos mencionadas tienen el píleo de varios tonos de colores rojos, grisáceos o verde-oliváceos, el estípite con tintes o manchas rojizas y láminas amarillentas (en la segunda especie) o blancas (en la última especie). *R. emetica* y *R. queletii* (fig. 615) son especies venenosas, cuyo píleo es de color rojo, pero, en tanto que la primera tiene el estípite y las láminas de color blanco, la segunda presenta el estípite blanco con una parte manchada de rojo y las láminas blancas o amarillentas.

El género *Lactarius* se caracteriza por el exudado o látex, en ocasiones transparente, pero generalmente lechoso, que brota de las fructificaciones frescas cuando son cortadas o sufren alguna herida en cualquiera de sus partes. Este látex puede ser incoloro, blanco, amarillo, anaranjado, rojo o azul y, en algunos casos, cambia de color al quedar expuesto al aire; comprende numerosas especies. *Lactarius deliciosus*, *L. vellereus* (fig. 650), *L. salmonicolor* (fig. 636) y *L. indigo* (fig. 649) son especies muy estimadas entre las comestibles; las dos primeras tienen fructificaciones anaranjadas cuyo píleo presenta zonas concéntricas grisáceas, en tanto que la última las tiene de color azul en todas sus partes; el látex de estas tres especies es anaranjado, anaranjado rojizo y azul añil, respectivamente. *L. chrysorheus*, de color anaranjado a moreno rojizo, cuyo látex blanco cambia a color amarillo, y *L. torminosus*, de color rosa anaranjado a amarillento y con pelo en el margen del píleo, cuyo látex es invariablemente de color blanco, son dos ejemplos de especies tóxicas de este género.

• Familia Coprinaceae. Los coprináceos tienen láminas libres o subadheridas al estípite, de color moreno o negro, a veces con tonalidad violácea o gris y con motas negras (este último caso se presenta cuando los basidios maduran en grupos que forman manchas o motas); dichas láminas, en sección transversal, tienen lados paralelos o subparalelos, o bien presentan una forma de cuña. La esporada es de color oscuro: negra o gris oscura, a veces con tonalidad purpúrea. Las esporas individuales, al ser observadas con la ayuda del microscopio, generalmente son también de color oscuro y presentan un poro germinativo, aunque a veces pueden ser de color claro y carecen de dicho poro.

Coprinus comprende especies cuyas fructificaciones presentan láminas que, en sección transversal, tienen lados paralelos o subparalelos; además, dichas láminas son delicuescentes, es decir, se disuelven transformándose en un líquido negro semejante a la tinta. *C. comatus*, especie comestible sólo en estado juvenil debido a la característica indicada, presenta el píleo casi cilíndrico, blanco y escamoso, y el estípite Provisto de un anillo frágil, corredizo; se desarrolla en prados o suelos abonados y en potreros. *C. micaceus* (fig. 402) es una especie no comestible, con el píleo moreno amarillento, estriado en el margen, que crece en grupos compactos, al pie de los árboles, en prados y jardines o en bosques de abetos. *C. atramentarius*, semejante al anterior, pero de mayor tamaño y con el píleo de color gris amarillento o moreno claro, es comestible, excepto cuando se ingiere junto con bebidas alcohólicas, caso en el cual produce intoxicaciones ligeras. *C. lagopus* (figs. 403, 408) ha sido una especie utilizada en estudios de genética y biología celular, debido a que puede ser cultivado con facilidad en medios artificiales de laboratorio. *C. echinosporus* (fig. 401) no tiene las esporas lisas como las especies anteriores, sino erizadas o equinadas.

La tinta de algunas especies de *Coprinus*, en particular de *C. atramentarius*, es utilizada como la tinta de

China y es apreciada para dibujar, en la elaboración de documentos de valor especial y en los que es importante evitar la falsificación; además, se emplea para hacer retoques en el arte de la fotografía.

Panaeolus comprende especies frecuentemente coprófilas muy semejantes a las del género *Coprinus*, pero las fructificaciones tienen láminas moteadas, con forma de cuña en sección transversal y, además, estas no son delicuescentes. Incluye muchas especies tóxicas y alucinógenas capaces de producir un efecto parecido al de ciertas especies del género *Psilocybe*, debido a que contienen las mismas sustancias activas en mayor o menor proporción (psilocibina y psilocina); además, las fructificaciones de varias de estas especies de *Panaeolus* se manchan de color azul o azul verdoso al ser cortadas o maltratadas. *P. sphinctrinus* (figs. 629a y 629b) presenta píleo grisáceo, pequeño (0.5-2 cm de diámetro), cónico o subcampanulado, con el borde blanquecino debido a que conserva restos del velo interno que cubre las láminas en las fructificaciones jóvenes; láminas grises o casi negras con motas irregulares, oscuras y blanquecinas; se desarrolla sobre estiércol, tanto en zonas tropicales y subtropicales como en las templadas y frías. Hace algunas décadas, esta especie fue considerada como el teonanácatl de los indígenas de Oaxaca, pero se ha confirmado que estos no la usan en sus ritos, pues aunque puede ser alucinógena, resulta muy tóxica. En la denominación confusa de *P. campanulatus*, con la categoría de variedad, fueron incluidas en un tiempo la especie anterior (como *P. campanulatus* var. *sphinctrinus*), *P. papilionaceus* (fig. 629b) y otras especies, por lo que algunos autores opinan que dicha denominación debe ser descartada por tratarse de un *nomen dubium* (nombre dudoso o confuso). Otras especies de este género, probablemente alucinógenas, pero también muy tóxicas, son: *P. subbalteatus*, que se desarrolla en lugares abonados en las zonas templadas y subtropicales, y *P. cyanescens* (fig. 415). El nombre de esta última alude a su característica de mancharse intensamente de color azul verdoso cuando las fructificaciones son cortadas o maltratadas (del lat. *cyaneus* y este del gr. *cyáneos*, de color azul oscuro). Por el contrario, las fructificaciones de *P. antillarum* y *P. semiovatus* (fig. 414) nunca se manchan de ese color; la primera especie se desarrolla sobre estiércol, principalmente en zonas tropicales y subtropicales, en tanto que la última es fácil de distinguir de las otras especies mencionadas del mismo género por presentar un anillo blanco en el estípite y porque se desarrolla en praderas de las altas montañas.

• Familia Agaricaceae. Los agaricáceos tienen láminas libres del estípite, el cual presenta un anillo conspicuo pero carece de **volva** (excepto en casos excepcionales como *Agaricus volvatus*, especie que tiene una copa blanca, bien definida en la base del estípite). Las láminas, en las fructificaciones jóvenes, son blancas, rosadas o rojizas, pero después se vuelven de color moreno chocolate o negruzco violáceo, color que también tiene el conjunto de esporas (esporada).

El género *Agaricus* comprende varias especies muy apreciadas entre las comestibles, pero también algunas son tóxicas. *A. brunnescens* es la seta comestible por excelencia; presenta fructificaciones totalmente blancas o amarillentas y lisas o con el píleo moreno claro y escamoso, a veces con el centro más oscuro, según sus variedades y formas; el estípite, de color blanco, tiene un anillo sencillo. Esta es la seta más importante en la industria, pues se cultiva en gran escala y, a veces, es la única que permite un cultivo intensivo en muchos países del mundo (figs. 658-666). Según la posición taxonómica que han considerado diversos autores, esta especie ha sido denominada también *Agaricus campestris* var. *bisporus* y *A. bisporus*, debido a que cada basidio de la fructificación, por lo común, produce dos basidiosporas en vez de cuatro, como sucede en la mayoría de las especies del mismo género y, en general, de los otros basidiomicetes. *A. campestris* es muy semejante a la especie cultivada descrita, pero tiene basidios con cuatro basidiosporas; crece silvestre en llanos, potreros, praderas y prados de los jardines, frecuentemente en grupos que forman círculos o anillos; este agárico campestre recibe los nombres vulgares de llanero, hongo llanero u hongo de San Juan. El nombre de champiñón, que se aplica en México a esta y otras especies de *Agaricus* y, sobre todo, a la especie cultivada del mismo género, es un galicismo; además, en francés, la palabra *champignon* y su plural *champignons* se emplean para designar a cualquier hongo, y a todos los hongos en general, respectivamente.

Otras especies silvestres comestibles del género *Agaricus* son: *A. bitorquis* (=*A. rodmanii*), a veces también cultivado, cuyo estípite tiene un anillo grueso, persistente, con dobleces que forman anillos secundarios; *A. arvensis*, con el anillo doble como la especie anterior; *A. silvicola* (fig. 406), de los bosques de coníferas; *A. augustus*, con fructificaciones muy grandes (el píleo puede llegar a medir 15-20 cm de diámetro) y *A. placomyces* (fig. 612). La última especie es considerada tóxica por varios autores y, además, comparte con *A. xanthodermus*. que es una especie venenosa, un olor a iodo y la característica de que su carne se mancha de amarillo cuando el hongo es cortado o maltratado.

• Familia Lepiotaceae. Los lepiotáceos presentan láminas generalmente blancas, libres del estípite; este puede ser fácilmente separado del píleo y tiene un anillo conspicuo. La esporada es blanca, amarilla grisácea, ligeramente rosada o verde. *Lepiota clypeolaria*, *Macrolepiota procera* (= *Lepiota procera*) y *Leucoagaricus naucinus* (= *Lepiota naucina*) son hongos blancos o casi blancos, con el pie provisto de anillo pero carente de volva; los dos primeros tienen abundantes escamas amarillentas o morenas en el píleo y en el estípite, en tanto que el último presenta fructificaciones lisas o casi lisas; son especies comestibles, en particular la segunda, pero algunos autores consideran a *L. clypeolaria* no comestible y a *L. naucinus* como una especie tóxica; esta última, además, tiene diversas variedades y formas que pueden ser confundidas con las especies venenosas blancas del género *Amanita*, de las cuales se pueden distinguir con relativa facilidad por la carencia de volva.

Chlorophyllum molybdites es un hongo tóxico parecido, en su fase juvenil, a *M. procera*, pero al madurar

se distingue fácilmente. por sus láminas verdosas y su esporada verde; forma anillos de brujas en los prados.

• Familia Rhodophyllaceae. Los rodofiláceos presentan láminas adheridas o subadheridas al estípite y más o menos rosadas; esporada de color rosa o rojizo y esporas globosas o subglobosas. Comprende especies comestibles, entre otras, *Rhodophyllus abortivus* (= *Clitopilus abortivus*), cuyas fructificaciones, normalmente en forma de sombrilla, con frecuencia abortan y nunca maduran, permaneciendo subglobosas y subterráneas, pudiendo ser consideradas como falsas trufas, de color blanco grisáceo o rosado; son muy estimadas por su delicado sabor, por ejemplo en algunas regiones de México, como Huauchinango, Xicotepec de Juárez y Teziutlán, Puebla, donde los preparan en forma de encurtidos, con el nombre indígena de totolcózcatl (del náhuatl *totolin*, guajolote o pavo, y *cózcatl*, collar) por su semejanza con las carnosidades, parecidas a cascabeles, dispuestas a manera de collar en el cuello del pavo.

También tiene representantes venenosos, como *Rh. lividus* (= *Entoloma lividum*; fig. 614) que presenta el píleo blanco amarillento y liso, con láminas rosadas, y el estípite blanco, también liso.

• Familia Volvariaceae. Los volvariáceos son semejantes a los hongos de la familia anterior por el color rosado o rojizo de las láminas y de la esporada, pero presentan láminas libres del estípite y esporas elípticas. El género *Volvariella* presenta, además, volva a manera de una membrana amplia y blanquecina, en forma de copa, en la base del estípite. *V. bombycina*, con la fructificación blanca o amarillenta en todas sus partes, excepto en las láminas, que son rosadas, y *V. bakeri*, cuyo píleo es gris o moreno, son especies comestibles (cultivables) que se desarrollan en el suelo en la madera podrida, en regiones tropicales y subtropicales.

• Familia Cortinariaceae. Los cortinariáceos generalmente presentan láminas adheridas al estípite y con diversos tipos de cistidios. En las fructificaciones maduras, el velo interno se transforma, en la mayoría de los casos, en una cortina parecida a una telaraña, cuyos restos quedan como fibrillas en el borde del píleo y en la parte superior del estípite; este presenta volva sólo en algunos casos. La esporada es, por lo común, de color moreno ferrugíneo u ocre, moreno arcilla, moreno tabaco o moreno claro. Muchas especies son micorrícicas y están asociadas a diversas especies de árboles de importancia forestal.

Son frecuentes en los bosques los hongos de los géneros *Cortinarius*, *Inocybe* y *Galerina*, representados por numerosas especies.

Cortinarius (fig. 410) comprende especies comestibles y tóxicas. Entre las primeras, *C. violaceus*, cuyas fructificaciones son de intenso color violeta; de las segundas, *C. orellanus*, con fructificaciones moreno anaranjadas, y *C. semisanguineus* (fig. 602). Casi todas las especies de *Inocybe* son tóxicas, por ejemplo *I. patouillardii* e *I. fastigiata* (fig. 608), ambas con el píleo campanulado, fibriloso y agrietado radialmente, pero el píleo de la primera es carnoso, blanco amarillento con áreas rojizas, en tanto que el de la segunda es poco carnoso y de color amarillo ocre o moreno grisáceo. Otras especies tóxicas son *I. calospora* (fig. 609) e *I. geophila* var. *lilacina* (fig. 610).

Galerina también incluye varias especies tóxicas, por ejemplo *G. unicolor*, con fructificaciones lignícolas pequeñas, cuyo píleo cónico o subcónico, de color moreno oscuro anaranjado, mide alrededor de 1 cm de diámetro.

• Familia Strophariaceae. Los estrofariáceos tienen las láminas adheridas o subadheridas al estípite, el cual puede presentar un anillo, o carecer de él en las fructificaciones maduras. La esporada es de color moreno rojizo o purpúreo y las esporas tienen un poro germinal apical.

Stropharia coronilla es un hongo común en praderas; presenta el píleo plano, liso y de color amarillo pálido, y el pie con un anillo grueso y estriado, dispuesto a manera de corona. Esta especie es comestible, en tanto que *S. semiglobata* y otras del mismo género son tóxicas.

El género *Psilocybe* es importante porque incluye las principales especies de hongos alucinógenos u hongos sagrados de México, denominadas en conjunto, en la época precortesiana, **teonanácatl**, con las cuales los indígenas de ciertas regiones de este país han practicado, hasta la actualidad, interesantes ritos de gran importancia etnomicológica debido a su gran significado místico, pues quedan involucrados en ellos no sólo fines terapéuticos, sino también peculiares fenómenos psicológicos que son mezclados con creencias y prácticas religiosas. Las especies que con más frecuencia se usan con estos fines son: *Psilocybe cubensis* (figs. 632-634), *P. caerulescens* (figs. 627-628), *P. mexicana* (fig. 630), *P. zapotecorum*, *P. muliercula* y *P. aztecorum* (fig. 631).

P. cubensis, que algunos autores clasifican en el género *Stropharia*, por presentar un anillo membranáceo en la parte superior del estípite, tiene un píleo liso, casi plano o un poco campanulado, blanco grisáceo o moreno claro amarillento. Igual que las otras especies del género *Psilocybe*, las fructificaciones se manchan de azul o adquieren tonalidades azulosas y verdosas cuando son cortadas o maltratadas. Se desarrolla en praderas y potreros, sobre estiércol de vaca, en zonas tropicales y subtropicales. Las otras especies alucinógenas mencionadas carecen de anillo en el estípite y se desarrollan en diversos sustratos: *P. caerulescens* en laderas erosionadas, de suelo arcilloso, en derrumbes, a la orilla de los caminos o en el bagazo de la caña de azúcar; *P. mexicana* en los claros de los bosques o en praderas; *P. zapotecorum* en suelos pantanosos de bosques subtropicales; *P. muliercula* en barrancas de los bosques de coníferas, y *P. aztecorum* en suelos de las partes altas de los bosques de coníferas.

Los géneros *Naematoloma* y *Pholiota* comprenden especies que se desarrollan generalmente en troncos podridos; por ejemplo, *N. fasciculare* (fig. 613) y *Ph. squarrosa*, que crecen en fascículos unidos por la base o en grandes conjuntos, en los bosques de coníferas.

• Familia Hygrophoraceae. Sus representantes, incluidos todos en el género *Hygrophorus* (aunque algunos autores segregan este en otros géneros como *Hygrocybe*), tienen fructificaciones frecuentemente

micorrícicas y a veces provistas de brillante color rojo, anaranjado o amarillo; láminas adheridas al estípite pudiendo descender por el mismo (decurrentes), y cubiertas con cera, característica que puede apreciarse frotando las láminas entre los dedos. Unas especies son comestibles, como *H. chrysodon*, *H. citrinum* (fig. 411) y *H. niveus*; otras, como *H. puniceus* e *H. conicus*, no son comestibles y la última es considerada tóxica. Las dos primeras tienen fructificaciones en forma de sombrilla, de embudo o de corneta, y son de color blanco, pero la primera tiene el píleo provisto de granulaciones amarillas en el centro y en el margen. Las dos últimas especies mencionadas presentan fructificaciones de forma cónica o subcónica, y de estas la primera es de color rojo o rojo anaranjado y la segunda de color amarillo, anaranjado rojizo o rojo amarillento.

• Familia Amanitaceae. Los amanitáceos son frecuentemente micorrícicos; sus fructificaciones presentan un velo externo o universal y un velo interno o parcial, láminas libres y esporada blanca.

El género *Amanita* se caracteriza por sus fructificaciones provistas de volva y anillo, aunque estas estructuras pueden pasar inadvertidas, pues la volva a veces se mantiene enterrada, si no se toma la precaución de sacar la fructificación completa y, por otra parte, el anillo puede ser frágil y fugaz. Este género incluye algunas de las especies más delicadas entre las comestibles, como *A. calyptratoides* (fig. 637), *A. caesarea* (figs. 636, 638), *A. vaginata* (figs. 639-640), *A. tuza* (fig. 641) y *A. rubescens*; por otra parte, comprende las especies tóxicas más peligrosas, de las que un fragmento pequeño de la fructificación es capaz de ocasionar la muerte, entre ellas *A. phalloides*, *A. virosa*, *A. verna* y *A. bisporigena*. También es considerable la toxicidad de otras especies como *A. muscaria*, aunque esta solo ocasionalmente mortal.

A. caesarea, el hongo de los césares, presenta píleo liso, anaranjado y estriado en el borde, láminas amarillas, estípite y anillo también amarillos, y volva blanca, ancha y persistente. *A. rubescens* tiene el píleo moreno rojizo, verrugoso y con el margen liso, láminas libres o manchadas de rojo, estípite y anillo blanco-rojizos y volva fugaz, de manera que sólo quedan restos de ella en los basidiocarpos maduros.

A. phalloides tiene el píleo amarillento o grisáceo, más o menos verdoso, finamente fibroso, liso en el borde, a veces cubierto por fragmentos de la volva; láminas, estípite, anillo y volva blancos; esta última es amplia, membranácea y persistente.

A. virosa, *A. verna* y *A. bisporigera* (figs. 598-601) presentan fructificaciones casi o totalmente blancas, con volva y anillo conspicuos. Por su color y toxicidad, aunque muestra un aspecto inofensivo, la primera ha sido llamada ángel destructor, pero el mismo nombre podría ser aplicado a las otras dos especies.

A. muscaria flavivolvata (figs. 604-606), el hongo mosquero o matamoscas, llamado así por su acción letal sobre las moscas que se posan en él y porque se ha usado como insecticida, presenta una fructificación característica, una de las más populares entre las setas, cuyo píleo amarillo, anaranjado o rojo está semicubierto por verrugas blancas o amarillas; presenta láminas, estípite, píleo y volva de color blanco, aunque esta última puede ser amarillenta o amarilla y, a diferencia de las otras especies mencionadas, no tiene forma de copa, sino de anillos que se desvanecen sobre la base bulbosa del estípite.

• Familia Tricholomataceae. Los tricolomatáceos incluyen numerosas especies saprobias, parásitas y micorrícicas con láminas adheridas al estípite, con frecuencia decurrentes. Como en las tres familias anteriores, la esporada es blanca en la mayoría de los casos, pero también puede ser amarillenta, amarilla grisácea o morena rojiza. Comprende especies comestibles y tóxicas de los géneros *Tricholoma*, *Clitocybe*, *Laccaria*, *Armillariella*, *Pleurotus*, *Omphalotus*, *Oudemansiella*, *Marasmius*, *Mycena* y *Collybia*.

Tricholoma sólo comprende una especie tóxica: *T. tigrinum*, con el píleo grisáceo y escamoso, la cual puede ser confundida con *T. terreum* (fig. 418), que no es muy apreciada entre los hongos comestibles, al contrario de *T. flavovirens* y *T. sejunctum* que tienen un sabor delicado.

Clitocybe incluye especies generalmente infundibuliformes y con láminas decurrentes; algunas comestibles, entre ellas *C. gibba* y *C. clavipes* (fig. 412), de color moreno amarillento o grisáceo, y *C. odora* (fig. 413), de color azul pálido, azul verdoso amarillento y con fuerte olor a anís; pero otras especies, en particular las de color blanco, como *C. rivulosa*, *C. dealbata* y *C. cerussata*, son tóxicas.

Laccaria comprende especies que con frecuencia son micorrícicas y comestibles; por ejemplo, *L. laccata* (fig. 647) y *L. amethystina*, cuyas láminas, adheridas al pie, en el primer caso son de color rosa o gris violáceo, y en el segundo de color violeta; en ambas especies el píleo y el estípite tienen tonalidad violácea, que es más intensa en la segunda mencionada.

Armillariella mellea (fig. 38), el llamado hongo de miel por el color del píleo, moreno amarillento, moreno rojizo o rosado; con el estípite fibriloso, provisto de anillo conspicuo, del mismo color del píleo, pero grisáceo o negruzco en la base, la cual se prolonga en largos cordones o rizomorfos, blanquecinos o negros, semejantes a cordones de zapatos y cuyo ápice es luminiscente, igual que el micelio, y que se disponen en los tocones y troncos de los árboles muertos, debajo del suelo o de las cortezas de los árboles que parasitan. Este hongo es comestible, pero causa la pudrición de las raíces de numerosas especies de árboles de bosques, en particular coníferas y encinos, y también de árboles de huertos y de otras plantas cultivadas como cítricos, manzano, cacao, té, ligustro o trueno, papa, ruibarbo y fresa, entre otros; este tipo de plantas es más frecuentemente parasitado por *A. tabescens*, una especie semejante al hongo descrito, pero que carece de anillo en el estípite.

Pleurotus comprende especies lignícolas, generalmente de color blanco, amarillento o rosado, a veces grisáceo o moreno, con forma de embudo, de pétalo de flor o de concha de ostra, y que carecen de estípite, o bien este es lateral o excéntrico y corto, aunque a veces puede ser mediano o largo. *P. ostreatus* (figs. 654, 667-668, 670-671), *P. cornucopioides* y *P. mexicanus* son hongos muy apreciados entre los comestibles, en

particular el primero, que en algunos países es cultivado en escala industrial.

Omphalotus olearius, *O. illudens* y *O. subilludens* son especies luminiscentes y tóxicas, que antes eran clasificadas en los géneros *Pleurotus* y *Clitocybe*.

Oudemansiella canarii (fig. 417) presenta un píleo blanquecino, amarillento o grisáceo, algo estriado en el margen, con láminas gruesas y cerosas; se desarrolla sobre troncos de árboles; al parecer es comestible, pero hay dudas al respecto.

Marasmius (fig. 420), *Mycena* (fig. 416) y *Collybia* son géneros que comprenden un gran número de especies difíciles de identificar, excepto por el micólogo especializado en este grupo de hongos; junto con otros géneros, como *Oudemansiella*, algunos autores los segregan de la familia Tricholomataceae y los incluyen en la familia Marasmiaceae. *M. haematocephalus* (fig. 419) es un hongo lignícola, pequeño, con el píleo estriado, de color rojo, láminas muy separadas entre sí y estípite muy delgado. *M. oreades*, especie comestible, forma en los bosques fructificaciones dispuestas en círculos que reciben el nombre de anillos de brujas o anillos de hadas. Algunas especies de *Marasmius* son fitopatógenas: *M. perniciosus* produce, en el cacao, la enfermedad llamada escoba de brujas; *M. plicatus* causa la pudrición de la raíz de la caña de azúcar; *M. pulcher* ocasiona el tizón filamentoso del té (enfermedad en la que el micelio se extiende en forma de hilos bien marcados sobre las hojas y tallos de las plantas tropicales); *M. stenophyllus* produce el tizón de la raíz del platanero, y *M. equicrinis* forma micelios rizomórficos epífitos que constituyen el tizón pelo de caballo en los arbustos del té y otras especies de plantas tropicales.

Collybia y *Mycena* comprenden un gran número de especies que se desarrollan principalmente en el humus de los bosques húmedos, por ejemplo, las especies comestibles: *C. dryophila* (fig. 646) que forma anillos de brujas en los claros de los bosques o en las praderas y cuyo píleo es moreno amarillento o rojizo con láminas blancas o amarillentas subadheridas al estípite, más o menos del mismo color del píleo, y *M. pura*, que tiene una fructificación gris violácea o violácea pálida, con olor a rábano. *M. citricolor* (fig. 238) es una especie patógena del cafeto, al que produce la enfermedad denominada ojo de gallo por la forma de las lesiones que causan en las hojas de la planta.

Orden Aphyllophorales (= Polyporales)

Es un grupo heterogéneo que incluye hongos de tipos muy diversos como son los cantarelos; los hongos en forma de costra y de repisa o ménsula, entre ellos los poliporos; los hongos dentados, y los hongos claviformes, los coraloides y los semejantes a coliflor.

El basidiocarpo, o fructificación, es gimnocárpico; unilateral o **anfígeno**, según se presente el himenio sólo en un lado o en toda la superficie del mismo, respectivamente. Dicho himenio puede estar dispuesto en una superficie lisa o en un himenóforo verrugoso o papilado, dentado, plegado en forma de costillas, laminado, tubular o alveolar. Cuando la capa himenial forra láminas, o la superficie interna de tubos y alvéolos, el basidiocarpo no es carnoso, frágil y putrescente, como el de los Agaricales, sino resistente, papiráceo, coriáceo o leñoso, y aunque a veces es carnoso en el estado juvenil, en la madurez se vuelve más o menos duro y persistente. El himenóforo está íntimamente unido al contexto de la fructificación, de manera que no es fácil la separación de ambas partes sin producir el desgarramiento de los tejidos, en tanto que el himenóforo de muchos Agaricales, en particular de los boletos, que pueden ser confundidos con algunos poliporos, es posible separarlo con facilidad del contexto del píleo. También existen formas de transición entre Agaricales y Aphyllophorales: formas que tienen tubos ensanchados cuyos poros alargados semejan láminas, y formas con láminas anastomosadas que se confunden con las del himenóforo tubular y poroso.

La estructura de la fructificación puede ser homómera o heterómera, según el sistema hifal sea **monomítico**, **dimítico** o **trimítico**. En el primer caso, en el que la fructificación es homómera y monomítica, sólo hay un tipo de hifas, el de las generativas, que son generalmente de pared delgada, tabicadas, con frecuencia fibuladas (fig. 426), ramificadas y fértiles, pues tienen la capacidad de producir basidios. La fructificación heterómera es dimítica, si además de las hifas generativas tiene hifas de unión, o bien hifas esqueléticas, ambas derivadas de las primeras, pero que están diferenciadas en su morfología, pue5 tienen pared gruesa, no son tabicadas ni fibuladas y nunca producen basidios, pues son estériles. Las hifas de unión son ramificadas y tienen como función conectar unas hifas con otras. Las hifas esqueléticas generalmente son sencillas o pocas veces ramificadas y contribuyen a reforzar y sostener la fructificación. La fructificación heterómera trimítica presenta los tres tipos de hifas mencionados, de los cuales, a su vez, puede haber varias modalidades. La identificación de estos tipos y modalidades de hifas en la fructificación es importante, pues el sistema mítico que se basa en la estructura de la fructificación, según la forma de sus hifas y la diferenciación de las mismas, se considera un carácter fundamental en la clasificación del grupo.

Este orden es de gran importancia económica porque comprende especies saprobias y fitopatógenas, comestibles y tóxicas; además, muchas de ellas son lignícolas y causan pudriciones en la madera: cuando destruyen de esta sólo la celulosa ocasionan la llamada pudrición morena; cuando atacan tanto la celulosa como la lignina, o principalmente la última, producen una pudrición blanca.

Algunos ejemplos de Aphyllophorales. Se mencionarán las familias más importantes de este orden, así como algunos ejemplos de los representantes de dichas familias.

- Familia Clavariaceae. Comprende hongos terrestres o lignícolas cuyas fructificaciones, generalmente carnosas, son erectas, más o menos cilíndricas y claviformes (clavarioides), simples o ramificadas, en forma de clava o de coral, con el himenio liso o algo rugoso, y **anfígeno**, es decir, dispuesto sobre toda la superficie de las mismas, con excepción de la parte basal.

Ciertos autores segregan varios representantes de esta familia en otras familias (por ejemplo Clavulinaceae y Clavariadelphaceae), tomando en consideración características de las hifas, de los basidios y de las esporas. Además de estos caracteres microscópicos, dichos autores se han basado en detalles citológicos relacionados con la fisiología de los hongos, por ejemplo la división nuclear; así, distinguen la división **estíquica** de los **esticobasidios**, de la división **quiástica** de los **quiastobasidios**; en el primer caso, los husos de la división meiótica están dispuestos en hilera, en distintos niveles, y son paralelos u oblicuos al eje mayor del holobasidio, el cual es por lo general cilíndrico y se proyecta considerablemente sobre el nivel del himenio; en el segundo caso, los husos meióticos se disponen al mismo nivel y perpendicularmente en relación con el eje mayor de un holobasidio claviforme, que es el tipo más común en los holobasidiomicetes.

Hace algunas décadas, casi todos los hongos clavarioides quedaban incluidos en el género *Clavaria*, pero en la actualidad este ha sido fragmentado en varios géneros, de los cuales *Ramaria*, *Clavicorona*, *Clavulina* y *Clavariadelphus* (figs. 423-424) comprenden algunas de las especies más comunes y apreciadas, ya que muchas de ellas son comestibles.

Ramaria incluye especies con fructificaciones ramificadas, coraloides, que en general reciben los nombres de corales o escobetas. *R. stricta* (figs. 421-422) se desarrolla en madera podrida de los bosques de pinos y encinos; su fructificación presenta una parte basal pequeña y numerosas ramificaciones dicotómicas delgadas, cilíndricas, carnosas, poco compactas, más o menos verticales, terminadas en punta, de color moreno amarillento o rojizo, con las extremidades más oscuras; este hongo es comestible, pero tiene sabor amargo y picante, por lo que es necesario hervirlo antes de ser consumido. *R. flava* y *R. botrytis* son dos especies comestibles muy apreciadas; ambas se desarrollan en la tierra en bosques de coníferas y encinos, son de sabor agradable y tienen una parte basal grande, gruesa y carnosa, pero las ramas de la primera son amarillas con las puntas del mismo color o más pálidas, en tanto que las ramas de la segunda son amarillentas, moreno-claras o rosadas y con las puntas purpúreas o rojizas. *R. formosa* es una especie tóxica semejante a la última especie mencionada, pero presenta toda la fructificación de color moreno rojizo, excepto la parte basal que es blanquecina; además, esta es angosta y el sabor del hongo, amargo.

En *Clavicorona* las fructificaciones son simples o, con más frecuencia, tienen ramas erectas (por su geotropismo negativo); las esporas presentan la pared rugosa y son amiloides. *C. pyxidata* se caracteriza por sus fructificaciones lignícolas moreno-amarillentas o rosadas y con el ápice de las ramas truncado en forma de corona; se desarrolla en bosques de encinos y subtropicales; no es comestible.

En *Clavulina* la fructificación es clavarioide, tiene esticobasidios que generalmente presentan septos secundarios y dos esterigmas gruesos en forma de cuerno (aunque *C. amazonensis* tiene basidios con cuatro esterigmas). *C. cinerea*, especie comestible que se desarrolla en bosques de coníferas y encinos, tiene fructificaciones con la base corta, blanca grisácea, y las ramas largas, de color gris cinéreo o violáceo. *C. rugosa* es una especie también comestible, cosmopolita, de los bosques de coníferas, cuyas fructificaciones son blancas, poco ramificadas y tienen la superficie himenial rugosa o venosa.

• Familia Schizophyllaceae. La fructificación es monomítica, cupuliforme en un principio y está fija al sustrato por medio de una base angosta; después puede volverse aplanada, discoidal o flabeliforme, con esporas hialinas y lisas. En el género *Schizophyllum* las fructificaciones cercanas se unen y proliferan a partir de grietas marginales para formar lóbulos radiales, hendidos longitudinalmente, que adquieren el aspecto de las láminas de los agáricos, pero estas láminas son dobles, debido a la manera en que se originan, por lo que no se consideran homólogas a las láminas de estos últimos; son hongos lignícolas saprobios y sus fructificaciones presentan movimientos higroscópicos. *S. commune* (figs. 425-426) tiene fructificaciones moreno-grisáceas o blanquecinas que crecen en grupos sobre troncos y ramas de árboles vivos y muertos, y también sobre postes, durmientes de ferrocarril y cercas de madera, en regiones templadas y subtropicales; es comestible, pero poco apreciado por su pequeño tamaño (1-4 cm de ancho) y su consistencia algo coriácea. Esta especie ha sido utilizada para efectuar diversas investigaciones biológicas, especialmente sobre genética, debido a que puede ser cultivada con facilidad en medios artificiales de laboratorio, en los que se desarrolla con rapidez.

• Familia Thelephoraceae. Incluye hongos generalmente lignícolas que, por su aspecto y hábitat, con frecuencia son semejantes a los de la familia Polyporaceae, pero su himenóforo no es poroso ni alveolado, sino liso, rugoso o tuberculado y continuo; además, este es unilateral, es decir, se forma sólo en un lado de la fructificación, la cual tiene un contexto que puede ser desde pálido hasta oscuro.

Se trata de una familia tradicional, heterogénea, que algunos autores no reconocen en la actualidad y la han fragmentado en varias familias, entre ellas Corticiaceae, Stereaceae y Sparassidaceae. de las que pueden citarse como ejemplos representativos. los géneros *Corticium* y *Peniophora*, de la primera familia, y *Stereum* y *Sparassis*, respectivamente, de cada una de las otras dos familias.

En *Corticium* (fig. 427) la fructificación es efusa, a veces tan delgada como una capa de pintura sobre el sustrato, que es la madera; el himenio carece de cistidios. *C. caeruleum* tiene la fructificación de color azul brillante; se desarrolla sobre madera muerta. *C. salmonicolor* presenta la fructificación de color rosa; produce la llamada enfermedad rosada de numerosas plantas tropicales de importancia económica como hule, té, cafeto, cacao, quina y cítricos.

Peniophora es semejante a *Corticium*, pero la fructificación presenta cistidios de varios tipos en el himenio. *P. gigantea* es importante porque descompone la madera muerta en los bosques de pinos en donde compite *Fomes* (= *Heterobasidion*) *annosus*, inhibiendo o suprimiendo el desarrollo de este último, el cual

ocasiona la pudrición de la raíz de los pinos y que se menciona entre los hongos representantes de la familia Polyporaceae. Este fenómeno permite el control biológico de la especie patógena, de manera que en ocasiones se cultiva *P. gigantea* para inocular sus esporas en los tocones de los árboles, con objeto de evitar la propagación de *Fomes annosus* en los bosques de pinos.

Stereum (fig. 429) se caracteriza por la fructificación coriácea, resupinada o en forma de repisa, el himenio liso y la esporada blanca. *S. gausapatum* es de fructificación morena clara y velluda en la superficie superior, con el borde blanco que "sangra" cuando está joven, si es cortada o frotada; causa la pudrición tubular del duramen o corazón del tronco de los encinos vivos: el micelio forma venas de color moreno oscuro, en el centro de las cuales quedan bandas amarillas de madera podrida que posteriormente se unen, de manera que finalmente toda la madera se pudre. *S. rugosum* es semejante a la especie anterior pero tiene la fructificación más rígida y de color amarillento rosado; el himenio de esta también "sangra" cuando es herida; causa cáncer de los encinos y pudrición de la madera de estos y de las hayas en pie. *S. frustulatum* tiene fructificación resupinada, morena negruzca, leñosa y agrietada, de manera que se presenta como una costra fragmentada en elementos más o menos cuadrangulares; el himenio es amarillento rosado o blanquecino y setoso; también produce pudrición de la madera de los encinos. *S. purpureum*, de cuerpo fructífero moreno purpúreo. resupinado o imbricado y con el himenio lila o purpúreo, causa pudrición de la madera de varios tipos de árboles vivos y caídos, por ejemplo de sauces, álamos, hayas, olmos, abedules y ocasionalmente coníferas, así como la enfermedad llamada hoja plateada de árboles frutales como ciruelos, manzanos y durazneros; el nombre de la enfermedad alude al aspecto plateado de las hojas, durante las fases iniciales de la infección por el hongo, en las partes leñosas situadas por debajo del follaje alterado.

Sparassis comprende especies con fructificaciones cerebriformes o semejantes a la coliflor, compuestas de ramas aplanadas, por lo común petaloides, con el himenio unilateral. *S. crispa* (fig. 428), de ramas angostas, y *S. radicata*, de ramas anchas (más de 1 cm), se desarrollan en el suelo, en los bosques de encinos; la segunda también en los subtropicales; son comestibles.

• Familia Cantharellaceae. La fructificación a veces es semejante a la que presentan los agáricos. por ser carnosa y estar diferenciada en píleo y estípite, pero también puede ser infundibuliforme o tubular; tiene consistencia carnosa o cartilaginosa; el himenóforo es liso, rugoso o plegado.

Cantharellus y *Gomphus* comprenden especies comestibles, carnosas, llamadas comúnmente cantarelos o, por su forma, cornetas; su fructificación es carnosa y presenta venas o pliegues delgados, dispuestos radialmente y decurrentes hacia la parte inferior del estípite. *C. cibarius* (figs. 644-645), llamado comúnmente duraznillo por el color amarillo de su fructificación y por su delicado aunque ligero aroma, semejante al del durazno, es una especie comestible de sabor agradable, que se desarrolla en el suelo en bosques de pinos. *G. floccosus* (fig. 648) tiene fructificaciones con el píleo escamoso, de color anaranjado amarillento o rojizo, que brotan en grupos en el mantillo de los bosques de abetos o en los bosques mezclados de coníferas y encinos. Algunos autores separan el género *Gomphus* en la familia Gomphaceae considerando, entre otros caracteres, que las esporas son generalmente rugosas, en tanto que los otros representantes de la familia Cantharellaceae tienen esporas lisas y hialinas.

En el género *Craterellus* las fructificaciones son cartilaginosas, correosas o elásticas, y tienen el himenio liso, rugoso o con pliegues gruesos a manera de rebordes. *C. cornucopioides* es una especie subcarnosa, comestible, llamada cuerno de la abundancia por la forma de su fructificación, la cual es hueca, de color moreno o gris oscuro con tonos violáceos, y que se desarrolla en grupos en los bosques de encinos.

• Familia Hydnaceae. Se caracteriza por su fructificación generalmente carnosa, estipitado-pileada (aunque puede ser resupinada, sésil y de consistencia leñosa), y con el himenóforo dentado, es decir, el himenio se dispone en la superficie de proyecciones semejantes a dientes; estos son geotrópicos, aun en el caso de que la fructificación sea resupinada. Algunos autores consideran que esta familia es artificial y separan de ella las familias Auriscalpiaceae, Hericiaceae y Echinodontiaceae.

Hydnum (fig. 430) comprende especies cuya fructificación es carnosa, quebradiza, diferenciada en píleo y estípite. *H. imbricatum* presenta un píleo ancho, moreno escamoso y con el himenóforo constituido por dientes morenos que también cubren la parte superior del estípite; se desarrolla en la tierra, en bosques de coníferas; no es comestible. *H. repandum* es una especie comestible con la fructificación de color anaranjado amarillento que se desarrolla en bosques de encinos. Ciertos autores segregan algunas especies de este género y las incluyen en otros géneros como *Dentinum* y *Sarcodon* (fig. 431); por tal motivo, la última especie mencionada aparece en determinadas publicaciones con los nombres de *Dentinum repandum* y *Sarcodon repandum*.

En *Auriscalpium*, las fructificaciones provistas de un estípite central o **excéntrico** se desarrollan generalmente sobre conos de pinos; además, las esporas son amiloides, es decir, se tiñen de azul con el iodo, igual que el almidón. *A. vulgare* presenta fructificaciones finamente vellosas, de color moreno oscuro, rojizo o violáceo, con dientes de color moreno claro o grisáceo.

Hericium comprende hongos comestibles, lignícolas, cuya fructificación es carnosa y subglobosa (tuberculada) o está constituida por ramas que soportan espinas o dientes cilíndricos, a veces proyectados horizontalmente, pero en su mayor parte geotrópicos; el contexto monomítico de la misma y las esporas son amiloides. *H. erinaceus* se desarrolla en grietas o heridas de los troncos de encinos vivos; su fructificación, de color blanco, está formada por una base subglobosa u oval, de la que cuelgan largos dientes. *H. coralloi-*

Figura 389. Ciclo de vida de *Auricularia auricula* (Heterobasidiomycetes).

A-C. Las hifas somáticas uninucleadas, haploides, se anastomosan y forman un micelio dicarióntico con fíbulas, el cual da origen al basidiocarpo. **D-E.** En la superficie inferior del basidiocarpo se desarrolla el himenio donde se forman los basidios, que cuando jóvenes son dicariónticos pero al madurar se vuelven uninucleados y diploides por el proceso de cariogamia. **F-H.** El núcleo cigótico de los basidios sufre meiosis y los basidios se vuelven tetracelulares por la formación de tres septos transversales. De cada una de las células del basidio se desarrolla un esterigma sobre el que se produce una basidiospora uninucleada y haploide que es liberada posteriormente. **I-L.** Las basidiosporas pueden germinar directamente para formar las hifas uninucleadas, o septarse y producir conidios uninucleados que al germinar originan las hifas somáticas uninucleadas.

Figuras 390-397. Basidiocarpos de diversas especies de Heterobasidiomycetes.

390. *Pseudohydnum gelatinosum*, × 1. **391.** *Tremella lutescens*, × 2. **392.** *Tremella mesenterica*, × 1. **393.** *Auricularia auricula*, × 1. **394a.** *A. delicata* (vista superior), × 1. **394b.** *A. delicata* (vista inferior), × 1. **395.** *A. fuscosuccinea*, × 1. **396.** *A. polytricha*, × 1. **397.** *Septobasidium crinitum*, × 1.

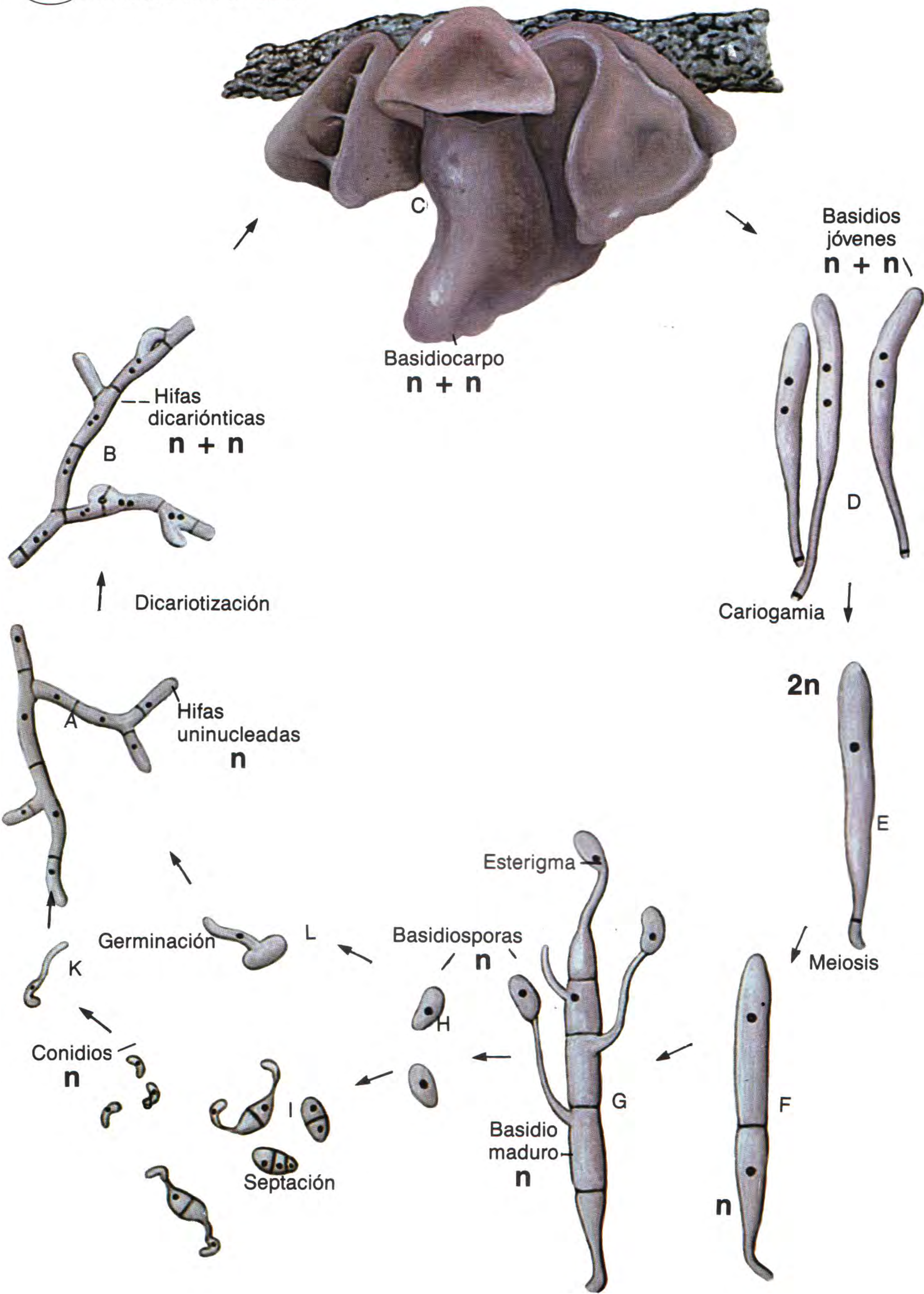
Figuras 398-407. Basidiocarpos, y algunas estructuras internas, de diversas especies de Holobasidiomycetes.

398. Himenio desnudo de *Exobasidium azaleae* parasitando hojas de azalea; se nota la hipertrofia en las hojas parasitadas (izquierda y central) comparadas con la hoja sana (derecha), × 1. **399.** *Boletus pinicola*, × 0.5. **400.** Sección transversal del píleo de un basidiocarpo de *Boletus* sp., mostrando el himenio de basidios que forran la superficie interior de los tubos, los cuales aparecen como poros debido al corte, × 300. **401.** *Coprinus echinosporus*, × 1. **402.** *C. micaceus*, × 1. **403.** *C. lagopus*, × 2. **404.** Sección transversal de un basidiocarpo de *Coprinus* sp., mostrando el píleo con las láminas y el estípite, × 10. **405.** Sección longitudinal de una lámina de *Coprinus* sp., mostrando la trama en el centro, y el himenio de basidios con basidiosporas en ambas caras, × 200. **406.** *Agaricus silvicola*, × 0.5. **407.** *Lepiota* sp., × 0.5.

Figura 408. Ciclo de vida de *Coprinus lagopus* (Holobasidiomycetes).

A-B3. Al germinar las basidiosporas liberadas de los basidios producen micelios monocariónticos de diferente tipo de apareamiento, los cuales se pueden reproducir asexualmente por medio de oídios. **C-D3.** Al realizarse la somatogamia entre hifas monocariónticas de tipos de apareamiento compatibles, se origina un micelio dicarióntico, fibulado, que es el de mayor duración en el ciclo de vida de este tipo de hongos; el dicarion se puede reproducir vegetativamente por medio de la formación de clamidosporas. **E.** Eventualmente, el dicarion da lugar a los basidiocarpos, los cuales desarrollan un himenio en las láminas, donde se forman los basidios que cuando jóvenes son dicariónticos. Después de sufrir cariogamia y meiosis, los basidios maduros producen cuatro basidiosporas uninucleadas y haploides, en las cuales se segregan los factores de compatibilidad sexual que se habían unido en el micelio dicarióntico.

389 *Auricularia auricula*




390


391


392


393

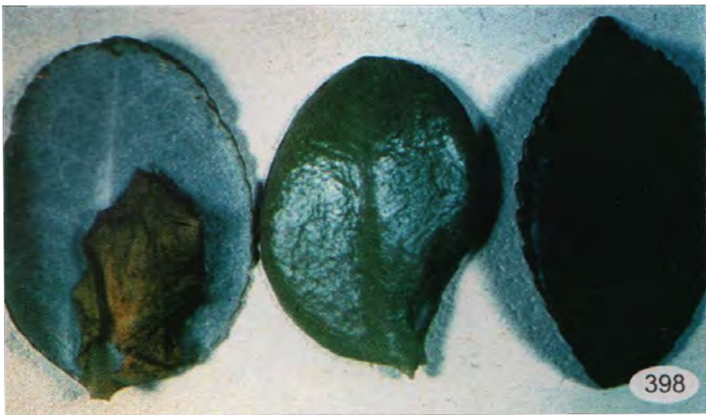

a 394


b 394


395


396


397


398

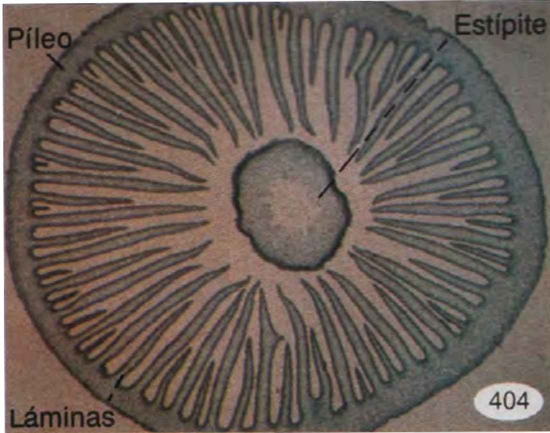

399


401

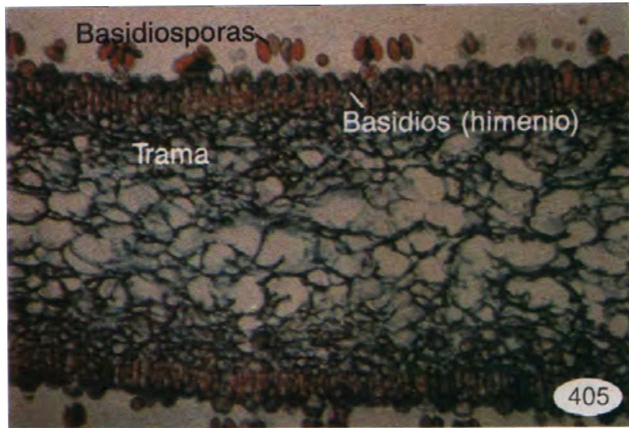

402


Basidios
400

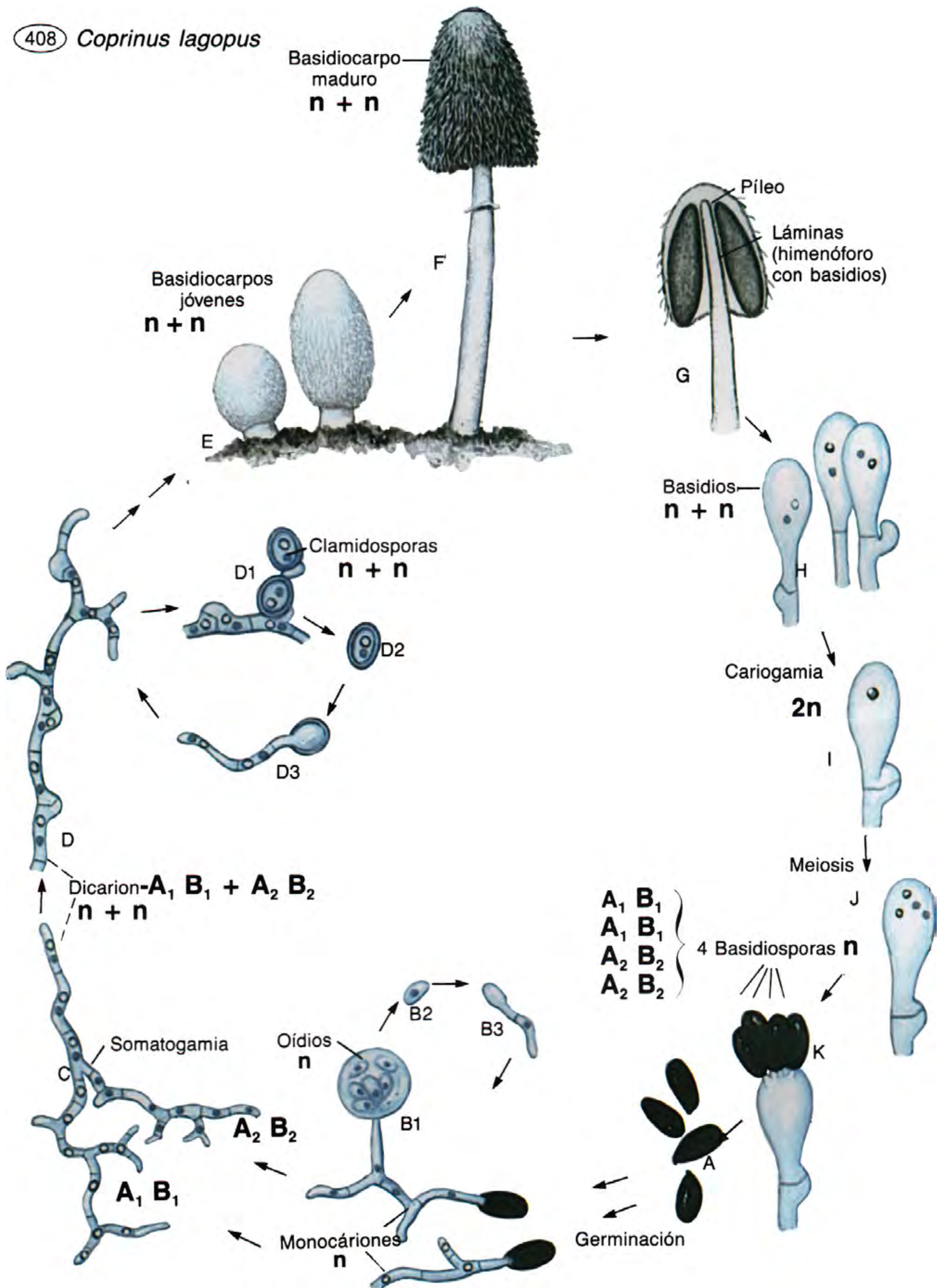

403


Píleo
Estípite
Láminas
404

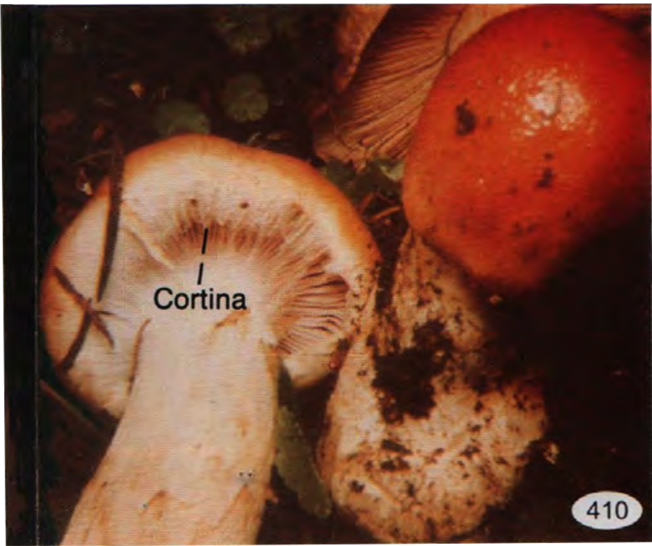

Láminas
Píleo
Anillo
(velo parcial)
Estípite
406


Basidiosporas
Basidios (himenio)
Trama
405


407


408 Coprinus lagopus
Basidiocarpo maduro
n + n
Basidiocarpos jóvenes
n + n
E
F
Píleo
Láminas (himenóforo con basidios)
G
Basidios
n + n
H
Clamidosporas
n + n
D1
D2
D3
D
Cariogamia
2n
I
Meiosis
J
Dicarion-A_1 B_1 + A_2 B_2
n + n
A_1 B_1
A_1 B_1
A_2 B_2
A_2 B_2
4 Basidiosporas n
K
Somatogamia
C
Oídios
n
B1
B2
B3
A_2 B_2
A_1 B_1
A
Monocáriones
n
Germinación


409


Cortina
410


411


412


413


414

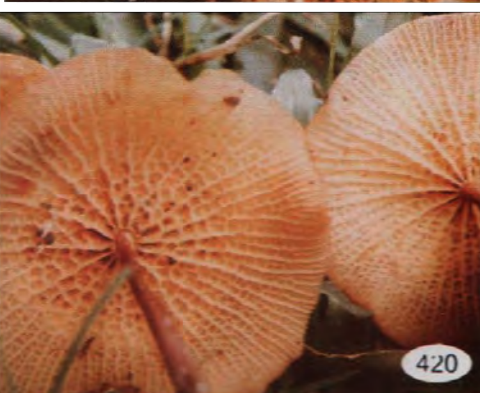

415


416


417


418


419


420


421


422


423


424


425


426


427


428


429


430


431


432


433


434


435


436


Septo doliporo
Parentesomas
437

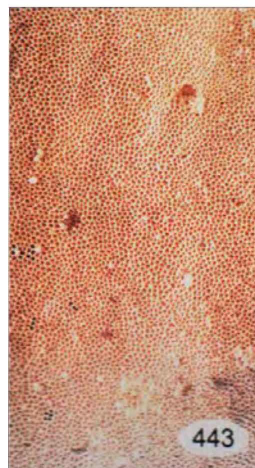

438


439


440


441


442


443


444


445


446

des forma fructificaciones al principio blancas y después amarillentas, constituidas por ramas de cuyas puntas cuelgan los largos dientes del himenóforo.

En *Echinodontium* la fructificación es perenne, de resupinada a ungulada, con el himenóforo liso, tuberculado o dentado. *E. tinctorium* causa una pudrición morena fibrosa del duramen o corazón de la madera en coníferas vivas, principalmente abetos; forma fructificaciones leñosas, perennes, unguladas, cuyo himenóforo está representado por espinas gruesas, largas y duras, a veces unidas entre sí a manera de laberinto. Los indígenas del oeste de Estados Unidos extraen un colorante de las fructificaciones, de ahí su nombre específico.

• Familia Polyporaceae. Incluye un gran número de especies, generalmente en forma de costra y de repisa o ménsula, pero también comprende formas de abanico y de seta, estas últimas semejantes a las del género *Boletus*, del orden Agaricales. El nombre de la familia alude a la característica de que el himenóforo es casi siempre poroso, es decir, está formado por tubos cuyos extremos libres constituyen poros a través de los cuáles salen las basidiosporas maduras; no obstante, esta familia también incluye formas con el himenóforo laminado o laminado-reticulado, en las que muchas veces resulta difícil precisar si hay láminas o poros alargados.

Algunos autores incluyen en el orden Agaricales a los representantes de esta familia que son blandos y flexibles en el estado juvenil, como *Polyporus*, pero el hecho de que estos también se vuelvan más o menos duros, fibrosos o coriáceos, permite considerar que pueden quedar agrupados en el orden Aphyllophorales junto con los hongos que, en menor o mayor grado, son duros, coriáceos, suberosos y leñosos, aun en estado juvenil.

Son hongos anuales o perennes; en particular los leñosos, llegan a vivir muchos años, a veces varias décadas. Algunos de estos, como los del género *Fomes*, que pueden vivir de 80 a 90 años, forman una nueva capa de tubos cada año, de manera que el himenóforo se vuelve estratificado. Los poros, en las especies de este género, son muy pequeños, pero en otros casos, son medianos o grandes (de más de 1 mm de diámetro); por su forma, según los géneros y las especies, pueden ser circulares o alargados, cuadrangulares o poligonales; generalmente quedan situados en la parte inferior de la fructificación, por ejemplo en las formas de repisa o ménsula, o debajo del píleo en las que semejan setas; pero a veces están dispuestos hacia arriba, en las formas aplanadas o extendidas sobre el sustrato, a manera de costra, las cuales reciben el nombre de **resupinadas**.

El género *Polyporus*, en sentido amplio, es el más representativo de la familia, pero como es muy grande y heterogéneo, en la actualidad existe la tendencia a fragmentarlo en varios géneros como *Laetiporus*, *Pycnoporus*, *Coriolus* y *Polystictus*, entre otros, de manera que muchas especies tradicionalmente incluidas en *Polyporus* han sido segregadas por varios autores y, debido a esto, con frecuencia son manejadas en la bibliografía micológica con dos o más nombres.

Polyporus sulphureus (= *Laetiporus sulphureus*) es una de las pocas especies comestibles, aunque de poco valor al respecto; se desarrolla sobre encinos y otros tipos de árboles; la fructificación, en forma de repisa, es de color anaranjado o amarillo, con carne blanca, semiblanda, esponjosa, y aroma penetrante. *P. sanguineus* (= *Pycnoporus sanguineus*; figs. 442-443) se desarrolla en zonas perturbadas, sobre troncos caídos o quemados en regiones tropicales; tiene una visto a fructificación semicircular dispuesta en repisa, de color rojo anaranjado. *P. versicolor* (= *Polystictus versicolor*, *Coriolus versicolor*, fig. 445), cuyas fructificaciones, en forma de repisa y dispuestas sobre troncos caídos de árboles de regiones templadas y subtropicales, tienen zonas concéntricas aterciopeladas de varios colores, entre los que predominan el amarillo, el moreno anaranjado o rojizo y el azul violáceo. *P. arcularius* (fig. 441) es una especie común sobre troncos o ramas en bosques subtropicales o en zonas semiáridas; su fructificación tiene forma de seta, con el píleo algo escamoso, es de color moreno oscuro o amarillento, excepción hecha de los poros, que son blancos, y está provista de pelo o escamas, tanto en el margen del píleo como en la base del estípite.

Daedalea incluye especies con basidiocarpo grueso, el himenóforo laberintiforme y el sistema hifal trimítico. *D. elegans* (figs. 435-436), que se desarrolla sobre madera podrida en selvas de regiones cálidas y húmedas, tiene la fructificación blanca, grande (hasta de 25 cm de diámetro), hemisférica o discoidal y con un estípite corto y ancho, central o lateral.

Paria (fig. 446) comprende muchas especies destructoras de madera, y también algunas especies fitopatógenas, cuya fructificación es siempre resupinada, membranácea o suberosa, con los poros circulares o angulares, el contexto blanco u oscuro y las esporas blancas o coloreadas. *P. cocos* (fig. 444) forma esclerocios que pesan hasta 9 kg y que han sido utilizados como alimento o con fines medicinales en China. *P. incrassata* produce pudrición morena en la madera de las construcciones hechas por el hombre. *P. hypolateritia* ocasiona la enfermedad llamada raíz roja del té, que consiste en la formación de rizomorfos en la raíz de esta planta, los cuales en un principio son blandos, blancos, pero después adquieren una consistencia dura, se ponen rojos y finalmente se vuelven negros; produce fructificaciones, en forma de láminas rojizas con pequeños poros, en la base del tallo de las plantas parasitadas.

Irpex comprende especies lignícolas que presentan la fructificación resupinada reflexa, dientes aplanados, irregulares y más o menos unidos en la base formando poros o láminas reticuladas o irregulares. *I. mollis* (= *Spongipellis pachyodon*) es un importante destructor de la madera. *I. fuscoviolaceus*, que se desarrolla en troncos y ramas de coníferas que han muerto por incendios o por algún otro agente, es considerado por algunos autores como una forma resupinada de *Polyporus abietinus* (= *Polystictus* o *Coriolus abietinus*), cuya fructificación es grisácea en la parte superior y con los poros de color violeta.

Merulius se caracteriza por su fructificación efusa, efuso-refleja o diferenciada en píleo y estípite, con alvéolos en vez de tubos o con venas irregulares o reti-

culadas. Algunas de sus especies son de las más importantes entre los hongos destructores de la madera, por ejemplo *M. tremellosus* y, sobre todo, *M. lacrymans* (= *Serpula lacrymans*); esta última produce la llamada pudrición seca en troncos, vigas y tablas, así como en casas, muebles, barcos y otras construcciones de madera; su fructificación tiene un olor característico, es esponjosa, algodonosa o algo papirácea, blanca en la parte adherida al sustrato y en el borde, en tanto que el himenóforo es moreno amarillento, anaranjado o rojizo. Algunos autores transfieren la especie mencionada y otras del mismo género, así como las del género *Coniophora*, que también incluye especies destructoras de la madera, por ejemplo *C. puteana*, a la familia Coniophoraceae; otros autores han establecido también la familia Meruliaceae.

Hexagonia se caracteriza por sus fructificaciones delgadas en forma de repisa semicircular, con los poros del himenóforo más o menos grandes (0.3-2 mm de diámetro), hexagonales, semejantes a un panal de abejas. Incluye especies destructoras de la madera, como *H. tenuis* (figs. 438-439), cuya fructificación presenta la superficie con zonas concéntricas grises y moreno-claras u oscuras, alternantes, en tanto que los poros son de color gris claro violáceo.

Lenzites. Algunos autores denominan *Gloephyllum* a este género. Comprende especies con las fructificaciones anuales, lignícolas, dispuestas en forma de repisa, cuyo himenóforo está constituido por láminas radiales o irregulares y anastomosadas, que forman poros o espacios grandes y alargados; su sistema hifal es trimítico. *L. saepiaria* (fig. 440) presenta fructificaciones de color moreno ferruginoso que a veces se fusionan lateralmente unas con otras, llegando a formar conjuntos de unos 10- 15 cm de ancho; se desarrolla en troncos de coníferas, de preferencia de abetos y también en la madera de las construcciones.

Fomes incluye especies lignícolas con la fructificación en forma de repisa aplanada, de concha o de casco de caballo (ungulada), leñosa y perenne, de contexto moreno castaño, claro u oscuro desde las fases juveniles, cuyo himenóforo está constituido por varias capas de tubos; su sistema hifal es trimítico, sin fíbulas. *F. pinicola* y *F. pini* se desarrollan en troncos de coníferas, la primera en abetos vivos o muertos, la segunda en troncos caídos de pinos. *F. pinicola* tiene la superficie superior de la fructificación resinosa y pegajosa, a veces casi seca, con zonas concéntricas de color moreno anaranjado, moreno rojizo y gris oscuro, que con la edad se tornan casi negras, aunque el margen permanece moreno rojizo, en tanto que los tubos y los poros son blancos o ligeramente amarillentos y rosados. *F. pini* presenta la superficie superior de la fructificación aterciopelada, con zonas concéntricas de color moreno amarillo o rojizo y moreno oscuro; el color de los poros es amarillo claro o moreno oscuro. *F. dochmius* (fig. 434) es una especie ampliamente distribuida en la América tropical, sobre madera de angiospermas, a las que causa pudrición morena.

Este género es extenso y heterogéneo, de manera que algunas de las especies, que eran incluidas en el mismo, han sido transferidas a otros géneros; por ejemplo *F. annosus*, que se desarrolla en coníferas produciendo destrucción de la raíz y pudrición blanca de la madera de las mismas, en la actualidad recibe la denominación de *Heterobasidion annosum*; este hongo tiene la fructificación resupinada o semicircular e imbricada, de color moreno oscuro o negruzco, pero con el margen, los poros y el contexto blancos o moreno-pálidos, un sistema hifal dimítico (con hifas esqueléticas) y sin fíbulas (fig. 437). Su estado conidial es *Spiniger meineckellus* (= *Oedocephalum lineatum*), de los Moniliales.

Ganoderma comprende especies lignícolas cuya fructificación sésil o estipitada, aplanada, gruesa o ungulada, tiene la superficie superior cubierta por una costra resinosa, por lo común semejante a laca o barniz; presenta himenóforo tubular, a menudo estratificado, sistema hifal trimítico, esporas elipsoides, morenas, ornamentadas y con un engrosamiento truncado en el extremo.

G. applanatum es uno de los hongos más comunes en los troncos de los árboles vivos o muertos de las regiones subtropicales; tiene la fructificación sésil, en forma de repisa semicircular, con la superficie superior morena grisácea, resinosa en el estado juvenil, pero zonada (muestra zonas concéntricas), casi sin barniz y opaca en la fase adulta; el himenóforo está constituido por varios estratos, cada uno de los cuales representa un año de crecimiento; en la superficie blanca de los poros, igual que en otras especies de este género y de otros afines, es fácil hacer grabaciones y dibujos que, en este caso, son de color moreno rojizo en el contorno trazado, por ejemplo con un palillo de dientes, una aguja o una navaja. *G. lucidum* (fig. 433) presenta la fructificación provista de un pie lateral largo y delgado de color moreno rojizo o rojo oscuro igual que el píleo; este es liso, zonado, y está cubierto por una costra permanente de laca; se desarrolla en raíces o en madera enterrada y en los troncos de diversos árboles de regiones subtropicales y tropicales; el himenóforo está constituido por tubos bastante grandes, blanquecinos o amarillo-morenos, y poros pequeños, blancos en un principio, después de color canela.

Algunas especies de este género han sido segregadas en el género *Amauroderma*, considerando que siempre tienen un estípite lateral cilíndrico y largo, que el barniz del píleo no es permanente cuando el hongo llega al estado adulto y, principalmente, que las esporas son globosas o elipsoidal-ovales, sin engrosamiento apical truncado; estos hongos prosperan en regiones tropicales y subtropicales, por ejemplo *A. longipes* (fig. 432) y *A. rude*. La segunda especie tiene la peculiaridad de que su fructificación "sangra" o toma un color rojo sangre cuando es cortada o herida, debido a que contiene hifas con sustancias muy semejantes al tanino.

Algunos autores separan los géneros *Ganoderma* y *Amauroderma*, entre otros, en la familia Ganodermataceae.

Subclase Gasteromycetidae (gasteromicetes)

En la actualidad existe la tendencia a no reconocer

esta subclase por considerarse artificial, pues muchos de sus representantes tienen más afinidad con los Agaricales que con el resto de los gasteromicetes. Algunos autores colocan a dichos representantes, con caracteres intermedios entre los grupos mencionados, en el orden Agaricogasterales, aunque este no es aceptado por otros autores por considerarlo también artificial. De cualquier modo, los micólogos, en general, conservan este grupo por tradición convencional y con fines didácticos. Comprende los siguientes órdenes.

Orden Hymenogastrales

Incluye formas que generalmente producen fructificaciones globosas o subglobosas, hipogeas, semejantes a las trufas y que a veces son denominadas falsas trufas. Muchas de estas formas parecen tener gran afinidad con los Agaricales. Las fructificaciones son sésiles o estipitadas, en ocasiones presentan una **columela**, que es una prolongación axial de la parte apical del estípite y que atraviesa la gleba en la parte media, a manera de columna. La gleba es generalmente carnosa y está constituida por una o varias cavidades que, en la mayoría de los casos, están forradas por un himenio bien definido y que tienen un material gelatinoso, a veces también hifas con basidios u, ocasionalmente, con conidios. El peridio, constituido por una, dos o tres capas, es también carnoso y se mantiene indehiscente en la madurez; rara vez se desintegra en las fases juveniles de desarrollo.

Comprende muchas especies micorrícicas asociadas con árboles de importancia forestal; aunque dichas especies no tienen importancia en la alimentación humana, son consumidas por ciertos animales silvestres que, por otra parte, contribuyen a dispersar las esporas de los hongos.

La familia Hymenogastraceae incluye especies con fructificaciones sésiles, en tanto que la familia Secotiaceae comprende hongos con las fructificaciones estipitadas cuya posición taxonómica es imprecisa debido a los diferentes criterios que los autores tienen al respecto. Los géneros más representativos de la primera familia son *Hymenogaster* y *Rhizopogon*. *H. pyriformis* se desarrolla en bosques de encinos, *H. nigrescens* en bosques de coníferas y *H. occidentalis* en bosques mezclados de coníferas y encinos. *Rh. anomalus*, *Rh. subgelatinosus* y *Rh. canadensis* prosperan en bosques de coníferas.

Los hongos de la familia Secotiaceae, también llamados secotioides, producen fructificaciones semejantes a los agaricáceos, de los cuales es posible que hayan derivado; difieren de estos en que el píleo de las fructificaciones, que son angiocárpicas, no se extiende en la madurez y el borde del mismo permanece adherido al estípite, de manera que las esporas quedan liberadas sólo cuando se rompe o se desintegra el peridio que las envuelve. *Endoptychum agaricoides* (= *Secotium agaricoides*) tiene la fructificación parecida a un botón de agárico, con un grueso peridio que envuelve a la gleba; esta queda dividida, en la madurez, en masas irregulares, mediante láminas que pueden originarse de la superficie interna del peridio o de la columela; se desarrolla en praderas y campos de cultivo; es comestible, pero cuando madura es poco apreciado porque se vuelve fibroso. Algunos autores incluyen en esta familia al género *Montagnea* cuya gleba lameloide cuelga del margen del ápice ensanchado del estípite; este es blanco, fibroso o casi leñoso cuando está seco y presenta una volva conspicua en la base; las esporas son negras. Este género también ha sido clasificado en la familia Podaxaceae del orden Podaxales, que se describirá a continuación, así como en la familia Coprinaceae de los Agaricales. *M. arenaria* (fig. 448) se desarrolla en lugares arenosos, en los matorrales de regiones áridas o semiáridas y cerca de las playas de los litorales marinos; su aspecto es semejante al de algunas especies del género *Coprinus* de los Agaricales.

Orden Podaxales

Sus representantes tienen fructificaciones epigeas, estipitadas y con una columela **percurrente** que se extiende desde la base hasta el ápice de la gleba y que es una continuación del estípite o pie. Dichas fructificaciones son muy semejantes a las que producen los coprináceos, en particular *Coprinus comatus*, pero el borde del píleo permanece soldado al estípite hasta el momento de la madurez de las esporas, en el que se efectúa la dehiscencia y el mencionado borde se separa, lo cual permite la salida de las mismas. El estípite es delgado, duro, fibroso, escamoso y tiene la base bulbosa. El peridio es sencillo (de una sola capa), membranáceo, escamoso y frágil. El himenio se desarrolla sobre placas de la trama o laminillas irregulares que se desintegran al madurar la gleba; esta se vuelve pulverulenta y en ella se conservan únicamente las esporas, los basidios, que persisten dispuestos en fascículos, y las hifas morenas, rectas y aseptadas que constituyen un capilicio con eláteres o filamentos higroscópicos que tienen una pared de construcción espiral y que se desarrollan en forma de listón. Las esporas son subglobosas o elipsoides y, por su estructura, tienen mucha semejanza con las de *Coprinus*.

Comprende sólo la familia Podaxaceae y el género *Podaxis*, del cual se han descrito varias especies que algunos autores funden en una sola, *P. pistillaris* (fig. 447), la cual alcanza hasta 30 cm de alto y que se desarrolla en suelos áridos y semiáridos. Según lo anterior, otras especies descritas dentro de este género sólo serían formas ecológicas de la especie mencionada; este es el caso de *P. carcinomalis*, que ha sido descrita como una especie asociada con termiteras, hábitat peculiar en el cual se desarrollan también hongos como los tricolomatáceos (Agaricales) del género *Termitomyces* de África.

Orden Lycoperdales

Las fructificaciones son globosas, subglobosas o piriformes, generalmente sésiles, a veces con seudoestípite, epigeas en la madurez, aunque pueden ser hipogeas en los estados juveniles de desarrollo. El peridio está constituido por una envoltura externa o **exoperidio**, la cual está formada, a su vez, por una o

varias capas, y otra envoltura interna o **endoperidio**, generalmente sencillo, delgado y papiráceo. La gleba es pulverulenta cuando las esporas maduran; con frecuencia presenta una parte basal estéril o **subgleba**, y una seudocolumela (a veces una verdadera columela) o parte central, de la que salen los filamentos del capilicio hacia la parte periférica, donde se encuentran las esporas; estas son casi siempre globosas, ocasionalmente ovoides o elípticas, pigmentadas, lisas o, en la mayoría de los casos, ornamentadas con verrugas o espinas.

Las dos familias más extensas de este orden son: Lycoperdaceae y Geastraceae.

En la familia Lycoperdaceae las fructificaciones, generalmente epigeas, se desarrollan aisladas o en grupos, son globosas, subglobosas, piriformes o seudoestipitadas. El peridio está diferenciado en un exoperidio que se desintegra total o parcialmente en la madurez, casi siempre en forma de espinitas o granulaciones, y un endoperidio, por lo común papiráceo, que se abre mediante fisuras en la parte superior o, con más frecuencia, por un poro apical a través del cual salen violentamente las esporas maduras, en forma de polvo o de humo, cuando es comprimido el peridio, de ahí los nombres comunes de pelotitas sopladoras, bombas reventadoras, cuescos de lobo y bejines que se aplican a la mayor parte de estos hongos. La gleba es totalmente fértil o presenta una subgleba o base estéril. El capilicio es abundante, casi siempre ramificado, con tabiques o sin ellos; por lo común es persistente, pero puede fragmentarse en la madurez.

Los géneros más frecuentes son *Lycoperdon*, *Vascellum*, *Bovista* y *Calvatia*. Los tres primeros son dehiscentes por medio de un poro apical u ostíolo, en tanto que el último género libera sus esporas cuando se fragmenta y se desintegra la parte superior de la fructificación.

En *Lycoperdon* (fig. 457) las fructificaciones se desarrollan sobre el suelo, a veces en la madera; el exoperidio es espinoso, verrugoso o harinoso; dichas fructificaciones, llamadas terneritas o, por su forma, bolitas, tienen una subgleba o base estéril alveolada conspicua. *Vascellum* difiere del género anterior fundamentalmente en que la gleba y la subgleba están separadas por una membrana llamada diafragma. *L. perlatum* (figs. 452-453) y *L. stellare* (fig. 456), así como *L. pyriforme* (figs. 454- 455), son comestibles, pero sólo en su estado juvenil, porque al madurar las esporas, las fructificaciones adquieren un sabor desagradable; la última especie mencionada crece en madera podrida, en bosques de pinos y abetos, al contrario de la mayor parte de las especies que integran los géneros mencionados, las cuales se desarrollan en el suelo, ya sea en los bosques de coníferas, en otros tipos de bosques o en las praderas. *L. candidum* (= *L. marginatum*) y *V. qudenii* (= *L. mixtecorum*) son especies potencialmente comestibles, aunque poco importantes por su pequeño tamaño (1-4 cm) que, además, han sido registradas como alucinógenas o narcóticas; no obstante, esta última propiedad no se ha confirmado. *V. pratense* y *V. intermedium* son otros hongos pequeños que, como las dos últimas especies citadas, se desarrollan en las praderas y son comestibles.

Bovista incluye especies cuyas fructificaciones se desprenden del suelo en la madurez y son arrastradas por el viento. El exoperidio es delgado, blanquecino y fugaz, y el endoperidio es apergaminado, elástico, oscuro y persistente. La gleba carece de base estéril o esta es pequeña y compacta; las esporas, globosas u ovales, generalmente presentan un largo pedicelo. *B. fusca* (figs. 449-450) es común en los bosques de abetos y pinos, en tanto que *B. brunnea* se desarrolla en las praderas cercanas a dichos bosques. *B. leucoderma* (fig. 451) forma fructificaciones globosas o subglobosas, con el peridio externo blanco, y que se abren en la madurez por un poro apical pequeño. Se desarrolla en el suelo, en bosques de pinos.

Las especies de *Calvatia* tienen las fructificaciones globosas, subglobosas o piriformes, con el exoperidio membranáceo y el endoperidio delgado y frágil. La gleba está constituida por filamentos largos y frágiles, por lo común fragmentados en cortos segmentos cuando las fructificaciones maduran; las esporas son globosas o algo elípticas, lisas o espinosas; generalmente hay una subgleba alveolada bien definida. *C. cyathiformis* tiene fructificaciones subglobosas, piriformes o turbinadas (en forma de trompo), con la superficie areolada en la parte superior y la gleba esponjosa, blanca en los ejemplares jóvenes, después polvorienta y violácea o purpúrea. Las especies de gran tamaño o pelotas sopladoras gigantes, que pueden alcanzar hasta casi 1 m de diámetro, como *C. gigantea*, han sido transferidas por algunos autores al género *Langermannia* considerando, entre otras cosas, que carecen de subgleba.

Es interesante anotar que varias especies de *Calvatia* producen una sustancia llamada calvacina, la cual tiene actividad oncostática o antitumoral. Esta sustancia, u otras con propiedades semejantes extraídas de los hongos, podrían ser valiosos antineoplásicos que, en el futuro, formen parte de las prescripciones terapéuticas para el tratamiento del cáncer. Por otra parte, estos hongos, igual que otros gasteromicetes con gleba polvorienta, son empleados en medicina popular, por ejemplo en diversas zonas de México, para detener las hemorragias y ayudar a cicatrizar las heridas.

En la familia Geastraceae las fructificaciones son globosas o subglobosas, aunque generalmente acuminadas hacia el ápice, en las formas jóvenes. El exoperidio está constituido por tres capas, de las cuales la interna es carnosa y de estructura seudoparenquimatosa; en la madurez se separa del endoperidio en forma estrellada, pero ambos peridios se conservan adheridos por la base. El endoperidio, que delimita al saco esporífero que contiene la gleba, es delgado, papiráceo y se abre por un poro apical bien definido. La gleba presenta una **seudocolumela** central y está constituida por un capilicio cuyos filamentos no son ramificados y carecen de septos.

El género *Geastrum* (fig. 460) es el más representativo de la familia; comprende las llamadas estrellas de tierra. *G. triplex* y *G. saccatum* (figs. 458-459) son dos de las especies más comunes en los bosques de abetos; la segunda también se desarrolla en pastizales y en asociaciones vegetales xerofíticas o subxerofíti-

Figuras 447-459. Basidiocarpos de diversas especies, excepto la **457** que es de basidiosporas (Holobasidiomycetes).

447. *Podaxis pistillaris*. En el basidiocarpo con el peridio roto se nota la gleba o parte fértil (basidiosporas) en el interior, × 1. **448.** *Montagnea arenaria*. En ambos basidiocarpos se ha desprendido la mayor parte del peridio, dejando expuesta la gleba, × 0.2. **449-450.** *Bovista fusca*, × 0.5 y × 1, respectivamente. **451.** *B. leucoderma*, × 0.5. **452-453.** Basidiocarpos jóvenes y maduros de *Lycoperdon perlatum*, × 1. **454-455.** Basidiocarpos jóvenes (× 0.5) y maduros (× 1) de *L. pyriforme*. **456.** *L. stellare*, × 0.5. **457.** Basidiosporas de *Lycoperdon* sp., × 1000. **458-459.** *Geastrum saccatum*, × 1 y × 0.5, respectivamente.

Figuras 460-469. Basidiocarpos de Holobasidiomycetes.

460. *Geastrum triplex*, mostrando el ostíolo y un peridio de tres capas, × 1. **461.** *Scleroderma verrucosum*, en sección longitudinal mostrando la gleba, × 0.5. **462.** *Pisolithus tinctorius*; en el basidiocarpo con el peridio roto se ve la masa de esporas oscuras en la gleba, × 1. **463.** *Astraeus hygrometricus*, × 1. **464.** *Battarraea stevenii*, con la gleba expuesta en la parte superior, × 1. **465.** *Calostoma cinnabarina*, con un pedicelo fibroso y un peridio cubierto de mucílago, × 0.5. **466.** *Tulostoma* sp., × 1. **467.** Receptáculos de *Crucibulum levis*, con peridíolos de color claro en el interior, × l. **468- 469.** Receptáculos de *Cyathus* olla, con peridíolos grisáceos, × 1.

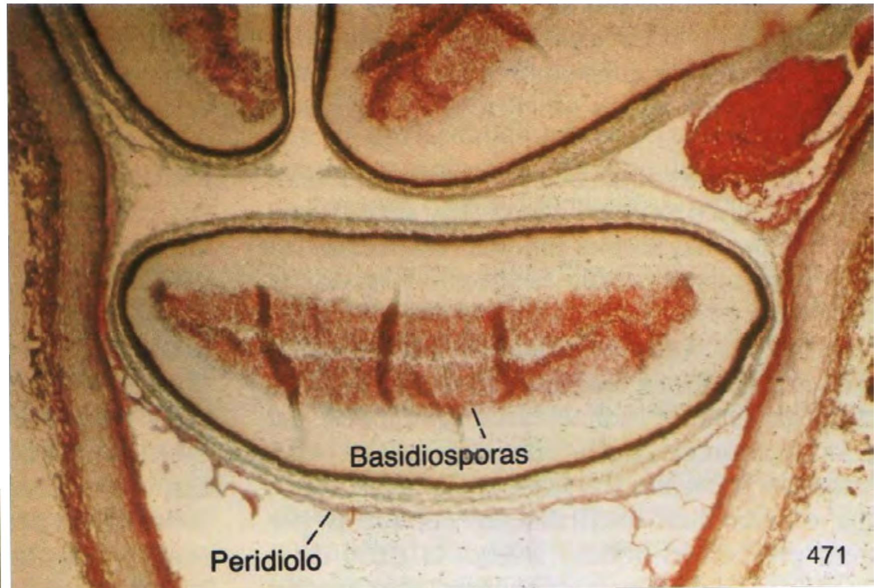
Figuras 470-477. Basidiocarpos y basidiosporas de Holobasidiomycetes.

470. *Cyathus striatus*, × 1. **471.** Sección longitudinal de un receptáculo de *Cyathus* sp., mostrando las basidiosporas en el interior de los peridíolos, × 50. **472.** Basidiosporas de un peridíolo de *Cyathus* sp., × 500. **473.** *Linderia* (= *Colonnaria*) *columnata*. Las columnas superiores que se desarrollan al abrirse el peridio contienen la gleba mucilaginosa, × 1. **474.** *Phallus impudicus*. Se nota la gleba reticular y oscura en la parte superior, × 0.5. **475-476.** *Dictyophora indusiata*. Del borde de la gleba cuelga el indusio en forma de red, × 1. **477.** *Phallus ravenellii*, × 0.5.


Peridio
Gleba
Ostíolo
447
448
449
450
451
452
453
454
455
456
457
458
459

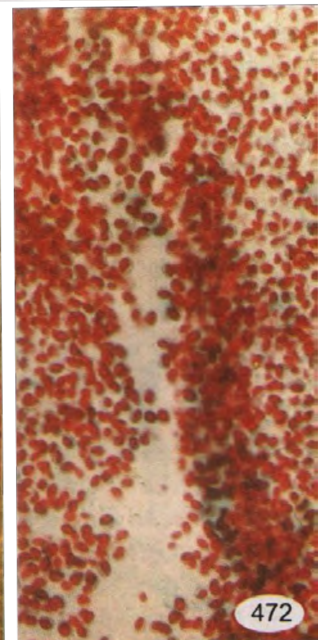

Gleba
460
461
Gleba
464
462
463
466
465
467
Peridiolos
468
469


470


Basidiosporas
Peridiolo
471


474


Gleba
Volva
473


472


Gleba
Indusio
475


476


477

cas. Ambas especies tienen el saco esporífero sésil; en la primera especie mencionada la fructificación presenta una membrana anular complementaria en la base del mismo. *G. pectinatum*, que se desarrolla también en los bosques de abetos, al contrario de las dos especies anteriores, forma la fructificación con un saco esporífero pedunculado.

Orden Sclerodermatales

Las fructificaciones, en la madurez, son más o menos globosas o estrelladas, generalmente epigeas, sésiles o seudoestipitadas, con la gleba oscura pulverulenta, por lo común sin capilicio, sin himenio definido y dividida en compartimentos que a veces permanecen delimitados en forma de granos de arena, caso en el cual reciben el nombre de peridíolos. En la mayoría de los casos, el peridio es sencillo, grueso y rígido, aunque también puede ser delgado y, en ciertos casos, es complejo, pues está constituido por varias capas. Las esporas son lisas u ornamentadas; en este último caso pueden ser reticuladas, espinosas y verrugosas. Debido a su consistencia dura no son comestibles y, por otra parte, varias especies son venenosas.

Las dos familias que comprenden el mayor número de representantes son: Sclerodermataceae y Astraeaceae.

• Familia Sclerodermataceae. Las fructificaciones son sésiles o seudoestipitadas, casi siempre epigeas, aunque hay formas hipogeas o sólo parcialmente epigeas. El peridio es sencillo y rígido; en la madurez se rompe en la parte superior, irregularmente o, a veces, en lóbulos que en conjunto pueden tener forma estrellada. La gleba carece de capilicio o este es rudimentario. Las esporas son globosas, morenas, espinosas o reticuladas. Los géneros más frecuentes son *Scleroderma* y *Pisolithus*, que difieren fundamentalmente en que el primero presenta el peridio grueso, la gleba de la fructificación madura, pulverulenta, y las esporas espinosas o reticuladas, en tanto que el segundo tiene el peridio delgado, peridíolos conspicuos lenticulares y frágiles y esporas verrugosas. Algunos autores separan el género *Pisolithus* en la familia Pisolithaceae. Ningún esclerodermatáceo es comestible.

S. cepa, *S. albidum* y *S. areolatum* son especies venenosas que habitan en los bosques de encinos y pinos, en tanto que *S. verrucosum* (fig. 461) es común en los bosques subtropicales con encinos; todas estas especies son epigeas; por otra parte, *S. hypogaeum* generalmente forma fructificaciones parcialmente enterradas en la hojarasca de los bosques de abetos.

P. tinctorius (fig. 462) tiene gran importancia económica porque forma micorrizas con pinos, encinos, eucaliptos y otros árboles de importancia forestal. Este hongo con frecuencia es cultivado en medios artificiales de laboratorio, con objeto de hacer su propagación en los bosques y ayudar a los árboles en su crecimiento. Con esta finalidad, ha sido una de las especies de hongos más utilizadas en los programas de reforestación, pues favorece el crecimiento de muchas especies arbóreas, aun en condiciones adversas para su desarrollo.

• Familia Astraeaceae. Las fructificaciones son sésiles, hipogeas, al principio, después epigeas. El peridio es complejo; está diferenciado en un exoperidio, constituido por tres capas que en la dehiscencia se abren desde el ápice formando lóbulos o gajos en forma estrellada, y en un endoperidio membranáceo, o saco esporífero, formado por dos capas, de las cuales la externa es efímera; la dehiscencia del saco esporífero se efectúa por medio de uno o varios poros. La gleba presenta un capilicio abundante y esporas globosas o subglobosas, irregularmente verrugosas o reticuladas.

Comprende sólo dos géneros: *Astraeus* y *Myriostoma*, cada uno con una sola especie.

A. hygrometricus (fig. 463) es la estrella higrométrica de tierra, llamada así porque su grueso exoperidio se abre cuando la humedad ambiental es alta y se pliega sobre el saco esporífero en días secos. Este último es sésil y presenta un solo poro apical. Es un hongo cosmopolita, común en las praderas cercanas a los bosques de pinos y encinos y en los terrenos semiáridos.

M. coliforme tiene un exoperidio delgado y flexible que, como en la especie anterior, se abre en forma estrellada. El saco esporífero está sostenido sobre varios pedúnculos cortos y delgados y presenta varios poros en la parte superior. Tiene una amplia distribución, aunque no es muy frecuente. Se desarrolla en las praderas áridas o semiáridas y en los bosques subtropicales.

Orden Tulostomatales

Comprende los gasteromicetes con fructificaciones estipitadas en las que el píleo, o porción fértil, es más o menos globoso y el estípite está bien desarrollado. El peridio es simple o está formado por varias capas. La gleba es pulverulenta y presenta un capilicio bien desarrollado que puede desintegrarse en la madurez; contiene esporas globosas o subglobosas, lisas, u ornamentadas con un retículo, espinas o verrugas.

Calostomataceae y Tulostomataceae son las dos familias de este orden. En la primera, el píleo tiene un peridio formado por cuatro capas: la externa o gelatinosa, debajo de la cual están la pigmentada, la córnea y la interna o membranácea; presenta un poro apical estrellado. La gleba está constituida por un capilicio con engrosamientos anulares, el cual se desintegra en la madurez; las esporas son grandes y están ornamentadas con largas espinas o con un retículo. *Calostoma cinnabarina* (figs. 39, 465) se desarrolla en el suelo en bosques subtropicales y, ocasionalmente, en los bosques de encinos.

En la familia Tulostomataceae el peridio está constituido por una o dos capas. La gleba es pulverulenta y contiene hifas de la trama, eláteres o un capilicio verdadero abundante.

Tulostoma, *Battarraea* y *Battarreoides* son los géneros más frecuentes, principalmente en suelos de las zonas áridas y semiáridas.

Tulostoma (fig. 466) comprende hongos pequeños (2-6 cm de alto) con el píleo globoso, sostenido por un

estípite delgado, fibroso o subleñoso y escamoso; dicho píleo se abre por un poro apical bien definido. La gleba está constituida por un capilicio verdadero abundante y esporas globosas o irregulares, lisas u ornamentadas. Sus representantes, por ejemplo, *T. pulchellum* y *T. albicans*, se desarrollan principalmente sobre suelos arenosos de zonas áridas y semiáridas con matorrales.

Battarraea y *Battarreoides* comprenden hongos grandes (hasta de 20 cm o más de alto). La gleba de ambos géneros presenta eláteres, y esporas globosas o subglobosas. El primer género tiene dehiscencia circuncísil, es decir, se forma una fisura circular ecuatorial en el píleo, desde la cual se separa, a manera de casco, la parte superior de este; *B. stevenii* (fig. 464) tiene una amplia distribución en suelos de regiones áridas y semiáridas. En *Battarreoides* la dehiscencia se efectúa por medio de varios poros que se forman en el píleo; este género comprende una sola especie: *B. diguetii*, que se desarrolla en suelos arenosos o pedregosos de las zonas áridas del norte de México y del sur de Estados Unidos.

Orden Nidulariales

Incluye los hongos llamados nidos de pájaro, los cuales reciben esta denominación por la forma de la fructificación madura, que es sésil, hueca y en el interior contiene varios cuerpecillos ovoides o lenticulares, adoptando el conjunto un aspecto semejante al de un diminuto nido de pájaro que apenas alcanza 10-15 mm de altura.

La fructificación se desarrolla en el suelo, en fragmentos de madera podrida o en otros detritos orgánicos. El peridio (la pared “del nido”) consta de una a seis capas. La gleba generalmente se fragmenta en varios peridíolos duros, globosos o lenticulares, aunque a veces se concentra en uno solo. Los peridíolos, parecidos a pequeñas semillas o a huevecillos en miniatura, representarían los “huevecillos del nido”. Las esporas (figs. 471-472) son lisas, hialinas, de pared gruesa, subglobosas, ovoides o elipsoides, de talla mediana o grande (hasta de 40 μm de largo).

Comprende dos familias: Nidulariaceae y Sphaerobolaceae, esta última recientemente incluida por otros autores en el orden Sclerodermatales.

La familia Nidulariaceae incluye casi todos los géneros y especies del orden. La fructificación es epigea, niduliforme y su peridio consta de una a cinco capas; en un principio está completamente cerrada, pero cuando madura el peridio se abre irregularmente o por una ruptura circular que permite la separación de un disco o tapa llamado **epifragma**, de manera que el resto del peridio queda en forma de copa o de embudo. Los peridíolos tienen las paredes gruesas y están en el interior de la fructificación, ya sea libres, aunque sumergidos en un material mucilaginoso, o fijos a la pared interna del peridio por medio de un funículo, el cual es hueco, de estructura compleja, está delimitado por una vaina y tiene en el interior un filamento retorcido o cuerda funicular.

En los géneros *Cyathus* y *Crucibulum* los peridíolos son dispersados, en forma activa, de la siguiente manera: cuando una gota de agua de lluvia cae sobre un peridíolo, en el interior de la fructificación madura, presiona la cuerda funicular, enrollada como un resorte en el interior de una vaina y al estirarse bruscamente, dicha cuerda sale disparada a distancia (un metro o más) junto con el peridíolo, quedando adherida en las plantas u otros objetos cercanos por medio de la parte basal pegajosa de la mencionada cuerda, la cual recibe el nombre de **háptero**; posteriormente, puede enrollarse toda la cuerda a los mencionados objetos, debido a la fuerza de expulsión del peridíolo.

En los géneros *Nidularia* y *Nidula* los peridíolos carecen de funículo, pero como tienen la superficie viscosa, cuando las gotas de lluvia caen en el interior de la fructificación, dichos peridíolos salen de la misma y se adhieren directamente a los objetos cercanos en los que caen.

En el género *Sphaerobolus*, único representante aceptado de la familia Sphaerobolaceae, que incluye los llamados hongos artilleros u hongos lanzabolas, la fructificación tiene un solo peridíolo que carece de funículo. El peridio se fragmenta en la parte apical en varios segmentos recurvados y el peridíolo puede ser arrojado con violencia, emitiendo un ligero sonido, hasta una distancia de más de 4 m en sentido vertical y más de 5 m en sentido horizontal. Se sugiere que este fenómeno se presenta debido a una brusca contracción de la capa interna del peridio, que es elástica y que funciona en esta forma por la absorción del agua que se acumula en la base acopada de la fructificación y, además, por un aumento en la presión osmótica de las células de dicha capa, debido a la transformación del glucógeno en glucosa.

En el género *Cyathus* (figs. 471-472), el peridio, ciatiforme, campanulado o infundibuliforme, es delgado y está constituido por tres capas, de las cuales la intermedia es seudoparenquimatosa. Los peridíolos son de color negro o gris claro y tienen una delgada capa plateada o túnica. *C. stercoreus* (figs. 468-469) presenta peridíolos negros, pequeños (1-2 mm de diámetro), y las esporas grandes (hasta de 30 μm de diámetro), globosas o subglobosas; se desarrolla en lugares abiertos al pastoreo, sobre restos vegetales o tierra, cuando dichos materiales están mezclados con estiércol. *C. olla* tiene peridíolos relativamente grandes (2-3 mm de diámetro), de color pardo, casi siempre con tonalidades plomizas o plateadas, y las esporas de tamaño mediano (8-12 μm de largo), ovoides o elípticas; crece sobre ramas y restos vegetales, principalmente de los bosques de coníferas y de encinos. *C. striatus* (figs. 40, 470) difiere de las especies anteriores en que el peridio es fibriloso en la superficie externa y estriado en la parte superior interna; los peridíolos son pequeños y contienen esporas elípticas de mayor tamaño que las de la última especie mencionada (15-20 μm de largo). Ciertas especies del género, en particular *C. helenae*, producen antibióticos del grupo de los diterpenoides, como las ciatinas, las cuales inhiben el crecimiento de diversas bacterias y de algunos hongos.

En el género *Crucibulum* el peridio es grueso, corto, ciatiforme o cilíndrico y está constituido por una sola capa. Los peridíolos son numerosos, blancuzcos

y tienen una túnica gruesa. Comprende una sola especie común y cosmopolita: *C. levis* (= *C. vulgare*, fig. 467), la cual se desarrolla en fragmentos de madera, en bosques de pinos; presenta esporas elípticas u oval-elípticas, de tamaño variable (4-10 μm de largo).

En *Nidularia* la fructificación es pulvinada y carece de epifragma; presenta un peridio delgado que se fragmenta y se autoliza en la madurez; los peridíolos son morenos, numerosos. Es un género raro en Norteamérica y, en general, en el Hemisferio Boreal; está mejor representado en el Hemisferio Austral, por ejemplo *N. australis*.

Nidula presenta la fructificación ciatiforme, con epifragma. *N. candida* tiene los peridíolos de color moreno claro; puede producir nuevas fructificaciones a expensas de las viejas; se desarrolla en el suelo o en madera podrida.

Sphaerobolus cuenta con una fructificación globosa en un principio, que apenas alcanza 2-3 mm de diámetro, y un peridio constituido por seis capas; presenta dehiscencia estrellada y contiene un solo peridíolo, que es la gleba esférica, lisa, de color moreno castaño; contiene yemas junto con las esporas (ambas pueden germinar para dar origen a un micelio). *S. stellatus* crece en madera podrida, en aserrín empacado y en estiércol de caballo. Dicho hongo es **gregario**, es decir, se desarrolla en grandes conjuntos, de los que cada fructificación arroja su peridíolo, en sentido fototrópico positivo, como si fuera la bala de un cañón.

Orden Phallales

La fructificación, en estado inmaturo, es hipogea, globosa u ovoide, semejante a un huevo de ave, y está delimitada por un peridio de una o dos capas. Esta en ocasiones permanece indehiscente, pero en las formas dehiscentes, que son las más frecuentes, el "huevo" se abre en la parte apical debido a la presión que al desarrollarse ejerce el cuerpo que sostiene a la gleba, llamado **receptáculo**, el cual emerge sobre la superficie del suelo; restos del peridio permanecen en la base del receptáculo maduro, en forma de vaina o de copa, constituyendo la volva. La gleba es de color verdoso o moreno, tiene un olor fétido y está constituida por una masa de esporas suspendida en un material gelatinoso. Las basidiosporas, generalmente muy pequeñas (2-4 μm de largo), bacilares y lisas, son dispersadas por insectos que atraídos por el olor llegan a la gleba, o por las gotas del agua de lluvia que salpican desde la misma. En las formas permanentemente hipogeas e indehiscentes, como las de las familias Protophallaceae e Hysterangiaceae, las esporas son de tamaño mediano (8-12 μm de largo), ovoides, de color moreno, y son dispersadas por animales que rompen la fructificación, ya sea accidentalmente o con objeto de alimentarse de ella.

Sólo se mencionarán las dos principales familias: Clathraceae y Phallaceae, que comprenden especies con "huevos" dehiscentes y receptáculos epigeos, conspicuos, frecuentemente muy vistosos aunque de mal olor.

En la familia Clathraceae el receptáculo, sésil o estipitado, está constituido por ramas anastomosadas o dispuestas a manera de brazos o columnas que pueden estar libres o unidas en el ápice. La gleba generalmente se encuentra en la parte interior de las ramas del receptáculo, como una masa mucilaginosa de color verde oliváceo. *Clathrus* presenta un receptáculo en forma de una red esférica, sésil, esponjosa, fértil en su totalidad, de color blanco, rosa o rojo; la volva se conserva, a manera de copa, en la parte basal de la fructificación. En *C. crispus* el receptáculo es de color rosa, rojizo o purpúreo y la volva blanca; se desarrolla en el suelo, en praderas y jardines de las zonas tropicales. *Linderia* se caracteriza por el desarrollo de su gleba, en la parte inferior del ápice del receptáculo, donde se unen de dos a cinco brazos angulosos, separados en la base y dispuestos a manera de columna. *L. columnata* (= *Colonnaria columnata*, fig. 473) tiene el receptáculo de color rosa o rojizo y la volva blanca, membranácea; se desarrolla en el suelo, en bosques o praderas de zonas tropicales y subtropicales.

En la familia Phallaceae el receptáculo está constituido por una columna hueca y esponjosa que sostiene a la gleba en su parte apical; esta última parte, a veces llamada también estípite o pie, puede estar diferenciada en la parte superior, constituyendo una estructura más ancha o píleo. *Phallus* presenta un píleo campanulado, provisto de un poro conspicuo en la parte apical; dicho píleo tiene la superficie alveolada, reticulada, granulosa o lisa y está dispuesto a manera de un dedal sobre el extremo de la columna del receptáculo; esta última es de color blanco, anaranjado o rojo. *Ph. impudicus* (= *Ph. hadrianii*; fig. 474), el falo hediondo, forma botones que reciben el nombre de huevos del diablo, del tamaño de los huevos de gallina, de color blanco amarillento o rosado, frecuentemente con una intensa tonalidad lila o purpúrea, según las variedades de la especie; el píleo es alveolado; se desarrolla en suelos de los claros de los bosques y de los jardines de las zonas templadas y subtropicales. *Ph. ravenellii* (fig. 477) difiere de la especie anterior en que el píleo es liso o granuloso. *Ph. indusiatus* con frecuencia es clasificado en otro género, con el nombre de *Dictyophora indusiata* (figs. 475-476) debido a que presenta una delicada y vistosa estructura reticulada que recibe el nombre de velo o indusio, semejante a una falda de encaje ancha y larga, de color blanco, rosa o anaranjado, que cuelga de la parte inferior del píleo, el cual tiene la superficie alveolada; se desarrolla en selvas tropicales o cerca de ellas. *Ph. duplicatus* (= *Dictyophora duplicata*), que crece en los bosques subtropicales o templados, también tiene indusio, pero este es muy corto (1-2 cm de largo).

En el género *Mutinus* el receptáculo de la fructificación no presenta píleo, de manera que la gleba está sostenida por la parte subapical del pie o columna. *M. bambusinus* presenta el pie puntiagudo, de color rojo en la parte superior, en la cual se encuentra la gleba gelatinosa y de color verde oliváceo; se desarrolla en la madera muy podrida de los suelos de las selvas tropicales. El falo canino, *M. caninus*, y *M. elegans* son semejantes a la especie anterior, aun en su hábitat lignícola, pero están distribuidos en zonas templadas.

Capítulo 10

División Lichenes

INTRODUCCIÓN

Un liquen es la asociación simbiótica de una especie de hongo con una especie de alga (en ocasiones con dos o más especies de algas). Ambos miembros de esta asociación obtienen beneficios mutuos al vivir juntos en este consorcio, de manera que se trata de una **simbiosis mutualista**. En esta relación íntima, el hongo recibe el nombre de **micobionte**, en tanto que el alga es el **ficobionte**.

Casi todos los autores consideran que la unión de los dos o más simbiontes que forman el talo del liquen constituyen uno de los tipos de simbiosis más perfectos que se conocen en la naturaleza, al grado de que dicho talo es muy diferente al de cada uno de sus constituyentes aislados, pero algunos autores indican que esta unión es de tipo parasitario, argumentando que el hongo vive a expensas del alga, ya que esta puede desarrollarse independientemente con más facilidad que su micobionte; por el contrario, este último no se desarrolla bien cuando no logra asociarse con un ficobionte adecuado y, en este caso, por lo común perece. Como en esta simbiosis, según lo indicado, el micobionte obtiene mayor beneficio de la asociación y el ficobionte se mantiene envuelto por las hifas del hongo, como si estuviera esclavizado, también se ha aplicado a dicha asociación el nombre de **helotismo**. También se ha hecho el comentario pintoresco de que "los hongos obtienen su alimento del jardín de algas donde viven".

En forma experimental, ha sido posible obtener por separado, en cultivos puros, a cada uno de los dos simbiontes, y también se ha logrado la síntesis o unión simbiótica de ambos componentes para formar la misma especie de liquen de donde procedieron los cultivos de dichos simbiontes. Se ha demostrado que este fenómeno de liquenización sólo es posible cuando las condiciones en que se cultivan juntos el micobionte con su ficobionte no son favorables para cada uno de estos simbiontes aislados. La indicación anterior es importante porque permite explicar la ventaja que tiene la asociación que conduce a la formación de líquenes, pues estos pueden prosperar en muy diversos medios entre los que ofrece la naturaleza, aun donde no podrían vivir separados los hongos y las algas simbiontes, de manera que estos, al constituir los talos de los líquenes, pueden tener una distribución geográfica más amplia y además son capaces de vivir en una mayor diversidad de ambientes.

El encuentro del hongo con el alga en la naturaleza puede ser fortuito, pero a veces las algas se pegan a la superficie de las esporas del hongo, al salir estas de las fructificaciones, lo cual asegura la formación del liquen cuando germinan dichas esporas. Otras veces, al germinar las esporas de los hongos liquenizables cerca de una o varias especies de algas, sólo son incorporadas como ficobiontes aquella o aquellas capaces de resistir la acción destructora de tales hongos, los cuales al principio se comportan como parásitos de las algas y sólo después de que se empieza a integrar el liquen se establece el equilibrio simbiótico mutualista.

Las algas generalmente se comportan como simbiontes facultativos en la asociación liquénica, pues son capaces de desarrollarse libres, aunque en ciertos medios con bastantes limitaciones no prosperan sin los micobiontes; por el contrario, los hongos de los líquenes casi siempre son simbiontes estrictos, por lo cual resultan incapaces de prosperar en la naturaleza sin el ficobionte adecuado. Según esto, las especies de algas que forman parte de los líquenes pueden ser las mismas que se encuentran en otros medios ecológicos, en tanto que los micobiontes generalmente son diferentes a las especies de hongos no liquenizables.

Las ventajas que el alga proporciona al hongo en la asociación simbiótica que constituye un liquen son los alimentos que sintetiza en la fotosíntesis, especialmente azúcares simples o monosacáridos, y el oxígeno que se libera en dicha función. Por otra parte, el hongo beneficia al alga al envolverla con sus hifas protegiéndola de la acción destructora de diversos agentes del medio externo y de la pérdida de humedad, y porque le proporciona el bióxido de carbono que produce en la respiración, así como el agua y las sales minerales que absorbe del sustrato y que son indispensables para que el alga efectúe la fotosíntesis. Además, el hongo da la forma al liquen, origina las estructuras reproductoras más conspicuas del mismo y los fija al sustrato. De cualquier manera, la forma del talo del liquen es muy diferente a la del talo del

hongo aislado, por lo que puede considerarse que el alga también contribuye, en una proporción importante, al establecimiento de la forma y la estructura del liquen, además de proporcionarle a este algún tono del color verde de la clorofila.

DISTRIBUCIÓN Y MEDIOS EN QUE VIVEN

Los líquenes se encuentran en la Tierra desde el Ecuador hasta los Círculos Polares, desde el nivel del mar hasta las partes altas de las grandes montañas, en el límite de las nieves perpetuas, y desde los sitios más húmedos de las selvas y los bosques hasta los muy secos de las zonas desérticas. También hay algunos líquenes en las costas marinas y en las riberas de los lagos y de los ríos, y pueden ser considerados acuáticos o semiacuáticos según se desarrollen siempre sumergidos en el agua o en la zona de las mareas o de las oscilaciones del nivel de los lagos y los ríos; todos estos líquenes generalmente son **saxícolas**, pero también pueden desarrollarse sobre conchas de moluscos y sobre otros objetos sumergidos o arrastrados a las orillas del mar o de los cauces de las aguas dulces. En estos medios de las costas y de las riberas, las comunidades de líquenes muestran una clara zonación, es decir, se desarrollan distintas especies en cada uno de los niveles adonde llega el agua en el transcurso del año. Además, es interesante anotar que muchas especies de líquenes sólo crecen en un determinado tipo de sustrato, por lo que pueden servir como indicadoras del mismo (por ejemplo rocas calcáreas o silíceas, o cortezas u hojas de sólo una determinada especie de plantas). Según lo expuesto, los líquenes pueden ser incluidos entre los grupos de organismos de más amplia distribución, y constituyen el tipo de vegetación más resistente a condiciones ambientales muy drásticas. Esto ha sido posible debido a las ventajas de la simbiosis mutualista indicadas, las cuales han permitido además el desarrollo de una evolución adaptativa, muy peculiar de los líquenes.

Los líquenes de las regiones muy húmedas, cálidas y templadas son generalmente **epífitos**, sobre cortezas, y a veces sobre hojas de árboles y arbustos, es decir, son casi siempre **corticícolas**, aunque también pueden ser **foliícolas**. Por otra parte, los líquenes de regiones secas o frías son más comunes sobre el suelo y las piedras, es decir, son **terrícolas** y **rupestres** o **rupícolas**; en estas regiones son las únicas o casi las únicas manifestaciones de la vegetación, que persisten en el límite de los desiertos inhóspitos y en las tundras árticas y alpinas, donde son capaces de desarrollarse aun sobre las rocas y las piedras desnudas.

IMPORTANCIA

Los líquenes desempeñan un papel importante en la naturaleza porque inician la degradación superficial de las rocas que permite la posterior formación de los suelos; por tanto, preparan el sustrato para el crecimiento de diversos vegetales rupícolas o saxícolas, por ejemplo de musgos y de ciertas plantas vasculares, contribuyendo así a la desintegración de las rocas, de las cuales se forma el suelo que permite el crecimiento de los diversos tipos de vegetación. Esta actividad de los líquenes es de considerable significación ecológica, aun cuando el crecimiento de dichos organismos sea muy lento, ya que constituyen un eslabón fundamental en la sucesión vegetal, pues son pioneros en los sitios rocosos desprovistos de vegetación: una vez que los líquenes empiezan a desarrollarse en estos sitios, corroen las rocas y acumulan polvo, y se empieza a formar un sustrato propicio para el crecimiento de otras formas de vida, tanto vegetales como animales. En las tundras, la vida animal está sostenida casi exclusivamente por los líquenes; en las regiones circumpolares, algunos animales, como los renos, que incluyen los caribúes de Norteamérica, se alimentan principalmente de ciertos líquenes que llegan a cubrir grandes extensiones en los suelos de la tundra ártica, por ejemplo los llamados líquenes de los renos (*Cladonia rangiferina* y *C. sylvatica*, aunque algunos autores indican que los renos prefieren otras especies como *C. alpestris*, porque las primeras tienen sabor amargo). Estos líquenes y algunos otros, como el liquen de Islandia (*Cetraria islandica*), también han sido utilizados en países nórdicos como forraje de invierno de los animales domésticos y, el último mencionado, como complemento alimenticio de los mismos, en particular del ganado porcino. *C. islandica* y otras especies del mismo género, como *C. nivalis*, contienen gran cantidad de liquenina, polisacárido semejante al almidón, que permite el uso de la harina de estas especies en la elaboración de pan; dichos líquenes también han sido utilizados en la preparación de gelatinas y otros alimentos para el hombre.

Los líquenes llamados tripas de roca, del género *Umbilicaria*, son considerados alimentos excepcionales por su delicadeza en algunos países nórdicos. *U. esculenta* (= *Gyrophora esculenta*), denominado iwatake en Japón, es consumido frito o en ensaladas.

Lecanora esculenta, el llamado liquen del maná, que forma costras gruesas flojamente adheridas sobre las rocas y el suelo, es utilizado como pastura por los borregos en los desiertos del norte de África y del sudoeste de Asia, donde también sirve de alimento al hombre; se dice que fue el famoso maná bíblico de los

hebreos.

Pocos líquenes han sido registrados como venenosos. *Cetraria pinastri* y *Letharia vulpina* son utilizados en Suecia y Noruega para envenenar a los lobos. Otros muchos líquenes no se usan en la alimentación por su sabor amargo o porque ocasionan trastornos intestinales.

Por otra parte, varios líquenes terrícolas, llamados **cianoficófilos** porque sus ficobiontes son algas cianofíceas, que viven en suelos boreales árticos y pertenecen al género *Stereocaulon*, así como los que se desarrollan en bosques templados, por ejemplo los del género *Peltigera*, o como *Lobaria oregana*, de los bosques de abetos del estado de Oregon, en Estados Unidos, son también denominados **azotodésmicos**, es decir, fijadores de nitrógeno que, por estar facultados para efectuar la función de la fijación del nitrógeno atmosférico elemental, pueden ser considerados eslabones de gran importancia para la realización del ciclo del nitrógeno en ciertos ecosistemas.

También los líquenes tienen gran importancia ecológica porque constituyen un albergue eficaz y una fuente alimentaria para diversos animales, entre ellos varios tipos de gusanos, insectos, arácnidos y moluscos.

Aunque los líquenes son muy resistentes a condiciones ecológicas drásticas, en relación con la temperatura, la humedad, las radiaciones luminosas y otros factores físicos, también son muy sensibles a la contaminación química del ambiente de las grandes ciudades, pues mueren o suspenden su desarrollo cuando el nivel de contaminación de la atmósfera es muy alto; debido a esto, la abundancia de líquenes es inversamente proporcional a la distancia del foco de contaminación.

Los líquenes son capaces de acumular ciertos elementos del medio, tanto inocuos como tóxicos; entre los primeros puede citarse el calcio (que se acumula en forma de oxalato de calcio), que pasa a los artrópodos liquenívoros y de estos a otros animales mayores, lo cual indica que los líquenes constituyen un eslabón importante en el ciclo de este elemento en la naturaleza; además se ha demostrado que son importantes reguladores del proceso cíclico, tanto del calcio como de otros elementos y de sus compuestos minerales y orgánicos. En la misma forma indicada para el calcio, los líquenes tienden a acumular elementos tóxicos del medio en que viven, entre otros el plomo, por lo que aquellos pueden ser utilizados como valiosos índices o monitores de la contaminación ambiental.

El desarrollo de los líquenes epífitos por lo común no perjudica a los árboles y arbustos que los sostienen, pero en ocasiones estos pueden ser ligeramente dañados porque los mencionados epífitos alteran la corteza de las plantas donde crecen y obliteran las lenticelas de las mismas; además, los órganos de fijación de los líquenes, llamados rizinas, pueden penetrar a través de dicha corteza hasta el cilindro central, produciendo sólo daños mecánicos en las plantas invadidas, pues los líquenes son autótrofos y no se comportan como parásitos de sus plantas hospederas. Mayor daño mecánico pueden ocasionar los líquenes epífilos que viven sobre las plantas tropicales, como los del género *Strigula*, pues interfieren con el intercambio de gases de las hojas y, por lo tanto, provocan disminución de su respiración y fotosíntesis.

En lugares muy húmedos, por ejemplo de Inglaterra y Francia, los líquenes han producido efectos corrosivos en vitrales de algunas iglesias muy antiguas y en monumentos y construcciones de piedra.

Los líquenes han sido utilizados en la industria. Muchos de ellos pueden proporcionar colorantes que en la actualidad son utilizados en forma limitada. Pero que tuvieron mucha importancia económica desde la antigüedad hasta el siglo pasado, en que se logró la obtención de los colorantes sintéticos a partir del alquitrán de hulla; se piensa que los pueblos del Mediterráneo extraían de los líquenes, desde tiempos remotos, un tipo del estimado colorante llamado púrpura (otro tipo era obtenido de moluscos). No obstante, todavía se explotan los líquenes con objeto de obtener de ellos colorantes naturales, debido a que estos son de muy buena calidad y frecuentemente mejores que los sintéticos, además de que los últimos pueden ser cancerígenos, por ejemplo cuando forman parte de cosméticos. Esta explotación de los líquenes por lo común es de tipo local o familiar en el norte de Europa, por ejemplo en Escocia y Escandinavia y, eventualmente, en otros países del mundo. Especies de los géneros *Roccella*, *Ochrolechia*, *Umbilicaria* (= *Gyrophora*), *Lobaria*, *Evernia*, *Lecanora* y *Parmelia*, por ejemplo las llamadas orchillas o urchillas, *R. tinctoria* y *R. fuciformis*, proporcionan sustancias colorantes rojas, azules, violetas o purpúreas llamadas orchilas, de las que se obtiene la orcina y de esta la orceína, que se emplean para teñir sedas y lanas y en técnicas biológicas de laboratorio. De ciertas especies de algunos de estos géneros, en particular de *Roccella* y *Lecanora*, se obtiene el tornasol, colorante que por su propiedad anfotérica es muy empleado en los laboratorios de química y biología como indicador de pH.

Ciertos líquenes constituyen la materia prima para la extracción de sustancias que han sido utilizadas en la industria de la perfumería desde la Edad Media hasta la época actual, por ejemplo especies de los géneros *Evernia*, *Lobaria*, *Physcia*, *Parmelia*, *Usnea* y *Ramalina*, de las cuales se extraen aceites esenciales. El llamado musgo de encino, *Evernia prunastri*, de Europa central y América del Norte, es particularmente estimado para esta industria.

Mediante la hidrólisis de la liquenina, polisacárido que contienen los líquenes como sustancia de reserva, pueden obtenerse azúcares fermentables en escala industrial, en particular glucosa, a partir de los cuales es posible producir alcohol, por ejemplo de *Cladonia rangiferina* y de otras especies afines. Algunas especies con sustancias amargas, como *Lobaria pulmonaria*, son a veces utilizadas como sustituto del lúpulo en la fabricación de cerveza.

En medicina, los líquenes han tenido múltiples aplicaciones desde tiempos remotos, pero sobre todo a partir de la Edad Media. En la actualidad, muchos de ellos se siguen usando como remedios populares y se ha logrado obtener en estado puro una gran variedad de sustancias activas, como antibióticos. Según la Teoría de las Siglas, que sostenía que las plan-

tas tenían las marcas de los órganos o de las enfermedades que podían curar, la pulmonaria (*Lobaria pulmonaria*) fue usada para curar enfermedades pulmonares, por tener la superficie alveolada, semejante a los lóbulos pulmonares; el liquen canino (*Peltigera canina*, fig. 480) era recomendado como remedio contra la rabia por tener rizinas u órganos de fijación semejantes a los dientes de los perros; el liquen amarillo (*Xanthoria parietina*) era prescrito para curar la ictericia; se consideraba que los líquenes semejantes a cabelleras o barbas (diversas especies de *Usnea*) eran eficaces para hacer crecer el cabello, y que los provistos de circunvoluciones y surcos en su talo (*Parmelia sulcata*), por su parecido con la superficie del cerebro, servían para curar las enfermedades craneales.

Las aplicaciones mencionadas de los líquenes estuvieron más ligadas a la superstición que a la realidad, pero en la época actual todavía se usan algunos líquenes en la medicina popular. El liquen de Islandia (*Cetraria islandica*) es utilizado para curar catarros y otras enfermedades de las vías respiratorias, así como en el tratamiento de la diabetes; también es empleado en la preparación de emolientes y pastas pectorales.

De las numerosas sustancias con actividad antibiótica extraídas de los líquenes, la mayoría tiene la capacidad de inhibir el crecimiento de bacterias Gram positivas y muy pocas actúan contra bacterias Gram negativas y hongos. Aunque estas sustancias todavía no son populares en la terapéutica, algunas de ellas, como el ácido úsnico, pigmento amarillo pálido presente en los talos de especies de los géneros *Usnea* y *Ramalina* y de ciertas especies de *Cladonia*, *Parmelia* y *Evernia*, tienen uso comercial en la preparación de pomadas como la denominada usno y usniplant en Europa, donde se considera más efectiva que las pomadas de penicilina para el tratamiento de heridas superficiales. El ácido úsnico es un antibiótico de amplio espectro, es decir, tiene la capacidad de inhibir gran número de especies bacterianas; es interesante que también tenga una marcada acción antimicrobiana hacia las especies de *Mycobacterium*.

TIPOS DE TALOS

Pueden distinguirse líquenes de cuatro modalidades según los tipos de talos que presenten: crustáceos, foliosos, escuamulosos y fruticulosos.

En los líquenes **crustáceos** el talo semeja una costra en los sustratos donde crecen. Casi siempre se desarrollan sobre la superficie de dichos sustratos y entonces se denominan **epilíticos**, si son **saxícolas**, o **epifleódicos**, si son **corticícolas**; por el contrario, si se desarrollan casi en el interior de rocas y de cortezas de árboles, reciben el nombre de **endolíticos** e **hipofleódicos**, respectivamente. *Caloplaca*, *Candelina*, *Acarospora*, *Placopsis*, *Rhizoplaca*. *Cyphelium*, *Graphis*, *Rhizocarpon* y *Strigula* son algunos géneros en los que se presenta este tipo de talo.

Los líquenes **foliosos** y **foliáceos** (figs. 479-487) son aplanados y generalmente tendidos sobre el sustrato, al cual están unidos de manera íntima o laxa, a veces sólo por un cordón central como es el caso de los talos foliosos umbilicados (por ejemplo, en los géneros *Umbilicaria*, *Omphalodium* y *Dermatocarpon*). Tienen forma de hojas o parecen estar constituidos por numerosas hojitas que se extienden en forma más o menos circular desde un centro de crecimiento, presentan una superficie superior y otra inferior, cuyas características son diferentes por el color, la textura y el brillo, o por la presencia de ciertas estructuras sólo en una de ellas: por ejemplo en la superficie inferior puede haber **tomento** y, generalmente, se desarrollan rizinas, que son rizoides o filamentos que sirven para fijar el talo al sustrato; en tanto que casi siempre es en la superficie superior donde se desarrollan los cuerpos de reproducción, que incluyen diversas modalidades de fructificaciones. Numerosos géneros presentan este tipo de talo, entre otros *Parmelia* (= *Parmotrema*), *Physcia*, *Anaptychia*, *Hypogymnia*, *Pseudocyphellaria*, *Peltigera*, *Solorina*, *Sticta* y *Lobaria*.

Algunos líquenes foliosos y foliáceos son denominados gelatinosos por su consistencia gelatinosa, que obedece a la existencia de granos mucilaginosos que rodean a las algas y que se hinchan con el agua, de manera que por este motivo el talo del liquen tiene lóbulos pulposos o, a veces, adquiere forma de cojinete o de masas irregulares. *Leptogium* y *Collema* son géneros representativos de esta modalidad de talo (figs. 495-496).

Los líquenes **escuamulosos** (fig. 492) tienen el talo constituido por numerosos lóbulos pequeños, escamitas o escuámulas (menores de 1 cm de largo); pueden considerarse de hábito intermedio entre los líquenes crustáceos y los foliosos. Este tipo de talo se presenta en los géneros *Psora* (fig. 484) y *Lecidea* y también en algunas especies de *Dermatocarpon*. En los géneros *Cladonia*, *Stereocaulon* y *Baeomyces* se forma un talo primario escuamuloso y sobre este se desarrolla el talo secundario, que es fruticuloso.

En los líquenes **fruticulosos** (figs. 488-491) el talo puede ser simple, semejante a pelos o cintas, pero con más frecuencia este se ramifica a manera de un pequeño arbusto. Dicho talo es erguido o colgante y, en sección transversal, es sólido o hueco, cilíndrico o aplanado. Incluye gran número de géneros, entre otros *Cladonia*, *Stereocaulon* y *Baeomyces* (según se mencionó, sólo el talo secundario), *Usnea*, *Alectoria*, *Ramalina*, *Evernia*, *Cetraria*, *Ephebe*, *Roccella* y *Teloschistes*.

ANATOMÍA DE LOS TALOS ESTRUCTURA VEGETATIVA Y DE REPRODUCCIÓN

Pueden distinguirse dos tipos de talos en los líquenes según la estratificación y la distribución de las algas en los mismos: homómeros y heterómeros.

En los talos **homómeros** las algas están distribuidas en forma homogénea en el interior de los mismos, entremezcladas con las hifas del micobionte, sin formar un estrato definido. Estos talos no estratificados son característicos, aunque no exclusivos, de los líquenes gelatinosos, cuyos ficobiontes son cianofíceas que están situadas en la capa media gelatinosa de dichos talos, los cuales generalmente se hallan delimitados por una corteza superior y otra inferior bien definidas.

Los talos **heterómeros** tienen un estrato definido en el que están dispuestas las algas, por lo que estos también se llaman estratificados y radiados, según sea su disposición en capas horizontales o en cilindros concéntricos, respectivamente. En la mayor parte de los talos crustáceos, escuamulosos y foliosos se pueden distinguir las siguientes capas a partir de la superficie superior, en relación con el sustrato: *a*) córtex, corteza o capa cortical superior, que es un micelio seudoparenquimatoso con función protectora; *b*) capa algina o algal, antes llamada gonidial porque se pensó que las algas que la forman eran gonidios o elementos de reproducción del liquen; está constituida por las células del ficobionte envueltas por hifas del micobionte, penetrando estas últimas en las algas, en mayor o menor proporción, por medio de haustorios; *c*) capa medular o **médula** formada por la mayor proporción del micelio del micobionte, el cual es prosenquimatoso y más o menos laxo, y *d*) córtex, corteza o capa cortical inferior, también formada por micelio dispuesto en un seudoparénquima como la corteza superior, pero su función está relacionada con la fijación del talo, por lo que de ella generalmente se proyectan pelos y rizinas (estas últimas formadas por paquetes de hifas o pelos), que se adhieren al sustrato. En ocasiones, los pelos pueden ser abundantes, caso en el cual forman un tomento, a veces muy denso, en la superficie inferior del talo del liquen, y que también puede estar presente, aunque en menor cantidad y frecuencia, sobre la superficie superior del mismo. En la fig. 478, que ilustra el ciclo de vida de *Parmelia imbricatula*, se pueden ver las capas mencionadas.

En los líquenes escuamulosos y en algunos crustáceos y foliosos puede faltar la corteza inferior, de manera que la capa medular queda en contacto con el sustrato, o bien en muchos líquenes crustáceos se forma, en lugar del micelio seudoparenquimatoso de dicha capa, un estrato llamado **hipotalo**, constituido por hifas paralelas mediante las cuales se fija el liquen al sustrato y que a veces se proyecta en el borde del talo quedando al descubierto. Algunos autores denominan hipotalo, en general, a la capa inferior del talo de los líquenes, cualquiera que sea su estructura; por otra parte, distinguen la capa más superficial de la corteza superior del talo con el nombre de **epitalo**.

También los líquenes fruticulosos generalmente tienen las mismas capas mencionadas para los talos estratificados, pero su disposición es concéntrica alrededor de un eje, de manera que presentan una estructura anatómica radial, de ahí que a estos talos se les denomine radiados; el modo de fijación de dichos talos al sustrato puede hacerse por uno o varios puntos, pero es obvio que no existe hipotalo o capa cortical inferior, y la médula ocupa una posición central, aunque en ocasiones la parte medular es hueca o tubulosa, caso en el cual se dice que el talo es fistuloso.

Algunos líquenes tienen una estructura anatómica estratificada radiada, por ejemplo los incluidos en los géneros *Cladonia*, *Stereocaulon* y *Baeomyces*, pues presentan un talo primario crustáceo o escuamuloso y uno secundario fruticuloso. En *Stereocaulon*, las ramas del talo secundario están cubiertas por pequeñas expansiones foliáceas o granulosas llamadas **filocladios** o **filóclados**.

Además de las rizinas y de los pelos antes mencionados, los líquenes pueden presentar las siguientes estructuras vegetativas: hápteros, cilios, soredios, soralios, isidios, cefalodios, cifelas y seudocifelas.

Los **hápteros** o **hapterios** son filamentos diferentes a las rizinas y a los pelos por su lugar de origen, aunque también sirven para la fijación del talo en diversos puntos de contacto de este con el sustrato, sobre todo en los líquenes fruticulosos, como *Cladonia*, *Usnea*, *Ramalina*, *Evernia* y *Alectoria*, y en algunos foliosos como *Physcia*.

Los **cilios** son proyecciones en forma de pelos que se desarrollan en el margen del talo de algunas especies de *Physcia*, *Parmelia*, *Anaptychia* y *Umbilicaria* (= *Gyrophora*) y, a veces, en el borde de los aparatos esporíferos o apotecios de ciertos líquenes de los géneros *Usnea* y *Teloschistes*. Los cilios, igual que los hápteros y las rizinas, están constituidos por haces de hifas paralelas soldadas unas con otras. Los cilios pueden contribuir a la fijación del talo en el sustrato, caso en el cual funcionan como hápteros.

Los soredios son cuerpecillos microscópicos más o menos esféricos, formados por grupos de algas rodeadas por hifas, que brotan sobre la superficie del talo y presentan un color muy semejante a esta; funcionan como yemas o propágulos que permiten la reproducción vegetativa de los líquenes. Se da el nombre de soralios a los conjuntos de soredios que constituyen masas pulverulentas irregulares o de forma definida sobre la parte superior o el margen del talo; a menudo, estas estructuras se presentan como pústulas corticales de forma y disposición definidas. Con frecuencia se aplica también al soralio el nombre de soredio.

Los **isidios** son papilas que se disponen muy apretadamente unas con otras, a manera de glomérulos o verrugas, sobre la superficie superior de algunos líquenes y que, como los soredios, sirven para propa-

gar vegetativamente a la especie; difieren de estos por estar revestidos con la capa cortical del talo, de la cual carecen los soredios, así como por la forma, que puede ser cilíndrica, claviforme, escuamiforme o coraloide.

Los **cefalodios** son cuerpecillos globosos, irregulares o verrugosos que contienen algas diferentes a las que presenta el talo del liquen. Aunque pueden considerarse excrecencias ajenas al talo, porque sólo se forman en especies de líquenes cuyos ficobiontes son clorofíceas y las algas de los cefalodios son siempre cianofíceas, con frecuencia del género *Nostoc*, estas contribuyen a la nutrición del liquen debido a su capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico. Los cefalodios son denominados ectótrofos si se forman en la superficie del talo, por ejemplo en *Peltigera aphthosa*, y endótrofos si se desarrollan en el interior del mismo como sucede en *Solorina saccata*. Algunos autores interpretan los cefalodios como una parasitosis en la cual se forman **ficocecidios**, es decir, cecidios o agallas producidos por algas cianoficeas en algunos líquenes **cloroficófilos**, que son los que tienen algas clorofíceas como ficobiontes. Otros autores consideran que lo cefalodios se forman como consecuencia de una segregación de las cianofíceas en ciertos líquenes **dificófilos**, que son los que tienen dos tipos de ficobiontes: una clorofícea y una cianofícea. Aunque los soredios y los isidios son los principales corpúsculos de propagación o multiplicación vegetativa de los líquenes, en algunos casos se ha demostrado que los cefalodios ocasionalmente también pueden como **propágulos**.

Las **cifelas** son pequeños alvéolos o depresiones acopadas, delimitadas por un estrato cortical, que sólo se encuentran en la superficie inferior de la mayoría de los líquenes de la familia Stictaceae.

Las **seudocifelas** son semejantes a las cifelas, pero por lo común de mayor tamaño que estas (miden hasta 4 mm de diámetro), de las que difieren principalmente en que carecen de estrato cortical, de manera que son verdaderos poros o aberturas en cuya superficie queda expuesta la médula del talo. Las seudocifelas se encuentran principalmente en ciertas especies de los géneros *Parmelia*, *Nephroma*, *Cetraria* y *Usnea*, así como en algunas de la familia Stictaceae que carecen de cifelas, pues no coexisten ambas estructuras en la misma especie. Tanto las cifelas como las seudocifelas son cavidades o excavaciones que facilitan el intercambio gaseoso del talo con el medio externo, por lo que pueden ser consideradas como estructuras de aireación.

Las estructuras de reproducción sexual corresponden exclusivamente al micobionte, pues las algas sólo se multiplican vegetativamente en el interior del talo del liquen y rara vez forman elementos móviles o natátiles en este medio de vida, aun cuando los ficobiontes del grupo de las clorofíceas tengan la potencialidad de formarlos en su estado libre. En un tiempo, se consideró que las algas tenían un papel importante en la reproducción del liquen, motivo por el cual se les llamó **gonidios**, aludiendo a su capacidad para multiplicarse, sobre todo cuando los ficobiontes pertenecen a las clorofíceas, pues a los gonidios constituidos por cianofíceas se les denomina en particular **gonimios**. No obstante, con frecuencia puede haber gonidios que se encuentran en el himenio del cuerpo reproductor del hongo y se difunden al mismo tiempo que las esporas de este, caso en el cual se trata de gonidios himeniales, lo que asegura la formación de un nuevo liquen, al germinar dichas esporas junto con las algas adecuadas para establecer con ellas la simbiosis.

La mayor parte de los micobiontes de los líquenes son ascomicetes, de manera que sus fructificaciones corresponden a ascocarpos cuya estructura es muy semejante a la de los hongos no liquenizados, la cual fue descrita en capítulos anteriores, sólo que dichas fructificaciones en los líquenes con frecuencia son perennes y pueden producir esporas durante varios años. Los líquenes que tienen este tipo de fructificación se denominan ascolíquenes, de los cuales hay dos tipos fundamentales: **ascohimeniales** (himenoascolíquenes) y **ascoloculares** (loculoascolíquenes). En el primer caso, los líquenes tienen micobiontes con apotecios o peritecios, que son ascocarpos con el himenio bien definido y las ascas unitunicadas; en el segundo caso las fructificaciones son ascostromas que carecen de un verdadero himenio, pues las ascas, que son bitunicadas, generalmente están dispersas en lóculos de un estroma. De estas estructuras, los apotecios son los más comunes en los líquenes, de manera que los micobiontes más numerosos pertenecen al grupo de los discomicetes.

El apotecio de un liquen, en general, presenta los siguientes estratos o capas en su estructura anatómica: *a*) **epitecio**, constituido por los extremos generalmente coloreados de las paráfisis cuando estas son más largas que las ascas, de manera que cubren el himenio; *b*) **himenio**, **capa himenial** o **tecio**, constituido por ascas y paráfisis, y *c*) **hipotecio**, que es el estrato subhimenial que se proyecta lateralmente para constituir el **paratecio** o parte marginal del **excípulo**, que es la pared del apotecio. En la formación de esta es frecuente que participe también el borde del talo, llamado **anfitecio** o **excípulo talino**, formado por la corteza y la capa algina del mismo. La presencia de tejido exclusivamente fúngico, junto con tejido mixto, constituido por hifas y algas, es la modalidad principal que diferencia los ascocarpos de los líquenes de los ascocarpos de los hongos no liquenizados.

En los basidiolíquenes, cuyos micobiontes son basidiomicetes, el himenio, liso y desnudo, generalmente sólo forma una capa continua en la superficie inferior del basidiocarpo liquenizado, según la morfología y estructura de los hongos que, en su mayoría, pertenecen a la familia Thelephoraceae, considerando a esta en su sentido amplio y tradicional, pues algunos autores la fragmentan en varias familias, según se indicó en el capítulo que trata de los Holobasidiomycetes (orden Aphyllophorales).

CLASIFICACIÓN

Descripción de algunas especies representativas de los diferentes grupos taxonómicos

Los líquenes han sido clasificados, junto con el resto de los hongos, en varios de los grupos taxonómicos tratados en este libro; no obstante, como el talo del liquen adquiere características peculiares diferentes a las del hongo que lo origina, se ha considerado más adecuado clasificar a los líquenes por separado, en un grupo taxonómico independiente que también puede ser interpretado como un apéndice del Reino de los Hongos, con la categoría de división artificial, pues una reclasificación de los líquenes dentro de los grupos naturales de hongos ya establecidos provocaría confusión desde el punto de vista didáctico, al menos mientras las diversas autoridades sobre el tema no lleguen a un acuerdo definitivo a este respecto. Por otra parte, no debe desconocerse la participación de las algas en la formación del talo del liquen, aun cuando estas, según se indicó, pueden ser clasificadas en los grupos taxonómicos establecidos para las algas de vida libre.

Aunque los hongos de los líquenes presentan características muy semejantes a los hongos no liquenizables, es interesante anotar que los primeros con frecuencia tienen ciertas particularidades en su estructura y, sobre todo, en su ultraestructura; así, con la ayuda del microscopio electrónico de transmisión, se han encontrado casi exclusivamente en los hongos de los líquenes los llamados cuerpos concéntricos, que son inclusiones del citoplasma de las hifas, aunque sólo en los hongos del grupo de los ascomicetes. Dichos cuerpos son elípticos o esferoidales, con un centro transparente a los electrones, rodeado por dos capas concéntricas con proyecciones cilíndricas o dactiloides dispuestas radialmente. Se supone que estas estructuras intervienen en el metabolismo celular, aunque se desconoce su función y la causa por la que sólo son frecuentes en los hongos liquenizados del grupo de los ascomicetes, aunque también se encuentran, de manera excepcional, en los hongos no liquenizados del mismo grupo.

En la taxonomía actual de los líquenes no sólo se consideran la morfología de los talos, los tipos de ficobiontes y de esporas, como en los sistemas antiguos de clasificación, sino también el desarrollo y la estructura de las fructificaciones y los datos de la quimiotaxonomía, que indican la presencia de determinadas sustancias, en particular de los llamados ácidos liquénicos, que permiten distinguir especies, géneros y grupos taxonómicos superiores.

En general, la división artificial Lichenes puede ser distribuida en tres subdivisiones también artificiales: Deuterolichenes (Lichenes Imperfecti), Ascolichenes y Basidiolichenes, según pertenezcan los micobiontes a las subdivisiones paralelas de hongos: Deuteromycotina (Fungi Imperfecti), Ascomycotina y Basidiomycotina, respectivamente. Las categorías taxonómicas de los líquenes, a nivel de orden o de rango inferior a este, pueden ser consideradas más naturales.

SUBDIVISIÓN DEUTEROLICHENES
LICHENES IMPERFECTI
DEUTEROLÍQUENES

Comprende líquenes rupícolas, lignícolas y terrícolas con el talo rudimentario, crustáceo, escuamuloso o pulverulento, no estratificado y carente de las fructificaciones que producen ascosporas y basidiosporas, de manera que su reproducción sólo es vegetativa o asexual, motivo por el cual son considerados líquenes imperfectos. La mayoría de sus miembros son hongos incompletamente liquenizados, por lo que también se les denomina hemilíquenes. Los deuterolíquenes mejor conocidos son incluidos en la familia Leprariaceae (en la cual los ficobiontes son algas verdes del género *Protococcus*), cuyo género mejor definido es *Lepraria*; por ejemplo *L. finkii*, desarrolla con frecuencia un talo blanco, frágil y pulverulento en las bases de los árboles y en lugares sombreados, sobre rocas; el talo en *L. aeruginosa* es de color verde azul, y en *L. flava* amarillo azufre.

SUBDIVISIÓN ASCOLICHENES
ASCOLÍQUENES

La subdivisión de los ascolíquenes es la más extensa y diversificada de los líquenes. Puede ser dividida en las clases, también artificiales: Hymenoascolichenes y Loculoascolichenes. En la primera, el micobionte es un hongo de la clase Euascomycetes, en particular de la subclase Discomycetidae (discomicetes) y, excepcionalmente, de la subclase Pyrenomycetidae (pirenomicetes), respectivamente, con apotecios o peritecios, y ascas unitunicadas. En la segunda clase de líquenes, el micobionte pertenece a la clase Loculo-

ascomycetes, con ascostromas o ascocarpos estromáticos que presentan varios lóculos o sólo uno de ellos (seudotecios), con ascas bitunicadas; estas fructificaciones, no obstante, son también denominadas comúnmente apotecios o peritecios.

Clase Hymenoascolichenes

Comprende los órdenes: Caliciales, Lecanorales y Graphidiales.

Orden Caliciales

El himenio se forma en una fructificación que puede permanecer más o menos cerrada como un peritecio, o que al abrirse se presenta como un típico apotecio y adquiere la forma de copa o de disco. En la madurez las ascas se desintegran y se forman **macedios**, que son masas pulverulentas de las esporas liberadas de las ascas, mezcladas con fragmentos de estas últimas y retenidas entre largas paráfisis. Los talos son crustáceos, escuamulosos o fruticulosos; se desarrollan de preferencia sobre cortezas de árboles, pero también en rocas o en suelos y, los de algunas especies, son parásitos de otros líquenes. Los ficobiontes son clorofíceas de los géneros *Protococcus*, *Trebouxia*, *Stichococcus* y *Trentepohlia*, según las familias y las especies de líquenes. De las tres familias del orden, en la familia Caliciaceae los ficobiontes corresponden a los tres primeros géneros de algas mencionados; en la familia Cypheliaceae al primero y al último, y en la familia Sphaerophoraceae sólo al primero.

La familia Caliciaceae es la más extensa de las tres citadas y, de sus géneros, *Calicium* es el que comprende el mayor número de especies. En dicho género, el talo es crustáceo, inconspicuo y a veces evanescente; las fructificaciones son subesféricas, piriformes o lenticulares, muy pequeñas (0.1 – 0.5 mm de diámetro), de color negro o moreno oscuro. *C. leucochlorum*, con el talo amarillo o amarillento grisáceo, y *C. lenticulare*, con el talo grisáceo o blanco, se desarrollan en madera podrida o en árboles viejos. El género *Sphinctrina* comprende especies parásitas de otros líquenes. *S. gelasinata* se desarrolla en talos de los líquenes *Pertusaria communis* y *Cyphelium bolanderi*. En el género *Cyphelium*, de la familia Cypheliaceae, el talo es también crustáceo, superficial o parcialmente endofleódico, a veces con los márgenes lobulados o rudimentarios; las fructificaciones están hundidas en el talo o emergen un poco del mismo. *C. californicum*, con el talo grisáceo o amarillento, se desarrolla sobre rocas y madera podrida. En el género *Sphaerophorus*, de la familia Sphaerophoraceae, el talo es fruticuloso; las fructificaciones, negras o moreno-oscuras, se forman sobre los ápices de las ramas. *S. globosus* se desarrolla sobre suelos, rocas y cortezas de árboles. *S. fragilis* es común en la zona ártica, aunque está distribuido también en algunas regiones templadas.

Orden Lecanorales

Incluye el mayor número de familias, géneros y especies de líquenes. Los talos y los apotecios están bien desarrollados y son conspicuos, de tamaño mediano o relativamente grandes (hasta de 20 a 30 cm de diámetro o de varios decímetros de largo). Las ascas y las paráfisis del himenio son persistentes, de manera que no se forman macedios como en el orden anterior; las ascas generalmente toman un ligero color azul con el iodo, son de pared gruesa y están formadas por varias capas, aunque en su dehiscencia se comportan como unitunicadas. Algunas de las familias que comprende son las siguientes: Collemaceae, Lichinaceae (= Ephebaceae), Peltigeraceae, Stictaceae, Lecideaceae, Lecanoraceae, Acarosporaceae, Pertusariaceae, Umbilicariaceae (= Gyrophoraceae), Parmeliaceae, Candelariaceae, Physciaceae, Teloschistaceae, Usneaceae y Cladoniaceae.

Las cuatro primeras familias mencionadas comprenden generalmente líquenes que se desarrollan en bosques húmedos y cuyos ficobiontes son algas cianofíceas. En las familias Collemaceae y Lichinaceae el talo es gelatinoso, homómero y, con frecuencia, toma la forma del ficobionte, que corresponde al género *Nostoc* en la primera familia y a varios géneros de cianofíceas filamentosas en la segunda. De la familia Collemaceae son representantes los géneros *Collema* y *Leptogium* (figs. 495-496). En el primero, el talo es grueso, irregularmente lobulado, opaco, de color verde azuloso o moreno oscuro; las capas corticales son indefinidas, pues está formado por hifas entretejidas y los apotecios son grandes, de color moreno rojizo, por ejemplo *C. pulposum* y *C. furfuraceum*.

En el género *Leptogium* el talo es laminar, brillante, azul grisáceo o moreno azuloso, las capas corticales son plectenquimatosas y los apotecios son generalmente pequeños, de color moreno, por ejemplo *L. cyanescens* y *L. centroamericanum*.

La familia Lichinaceae incluye, entre otros, los géneros *Lichina* y *Ephebe*, que tienen talos fruticulosos con las capas corticales ausentes o poco definidas, y los apotecios pequeños o diminutos, más o menos hundidos en el talo. En el primero, los ficobiontes son especies de los géneros *Scytonema* o *Stigonema*; en el segundo, de los géneros *Rivularia* o *Calothrix*.

Lichina confinis se desarrolla sobre rocas marítimas. *Ephebe lanata* es común en las rocas húmedas situadas debajo de las caídas de agua.

En la familia Peltigeraceae el talo es folioso o escuamuloso; los ficobiontes son especies de los géneros *Nostoc*, *Palmella* o *Dactylococcus*; el hábitat y la distribución son el humus, el suelo y las cortezas de árboles, en zonas templadas y frías. En *Nephroma* el talo, que es folioso, sólo presenta corteza superior diferenciada y los apotecios se desarrollan en la superficie inferior, cuya corteza es rudimentaria. *N. arcticum* está distribuida en la zona ártica y en regiones templadas.

Peltigera y *Solorina* presentan talos con las cortezas superior e inferior generalmente bien diferenciadas y los apotecios pequeños, medianos o grandes, en la superficie superior. En *Peltigera* el talo es folioso, los apotecios son marginales, en forma de uña y de color moreno rojizo y la superficie inferior del talo es blanquecina, venosa, con rizoides. *P. canina* (fig. 480) presenta la superficie superior opaca y tomentosa y apo-

Figura 478. Ciclo de vida de *Parmelia imbricatula* (Lichenes).

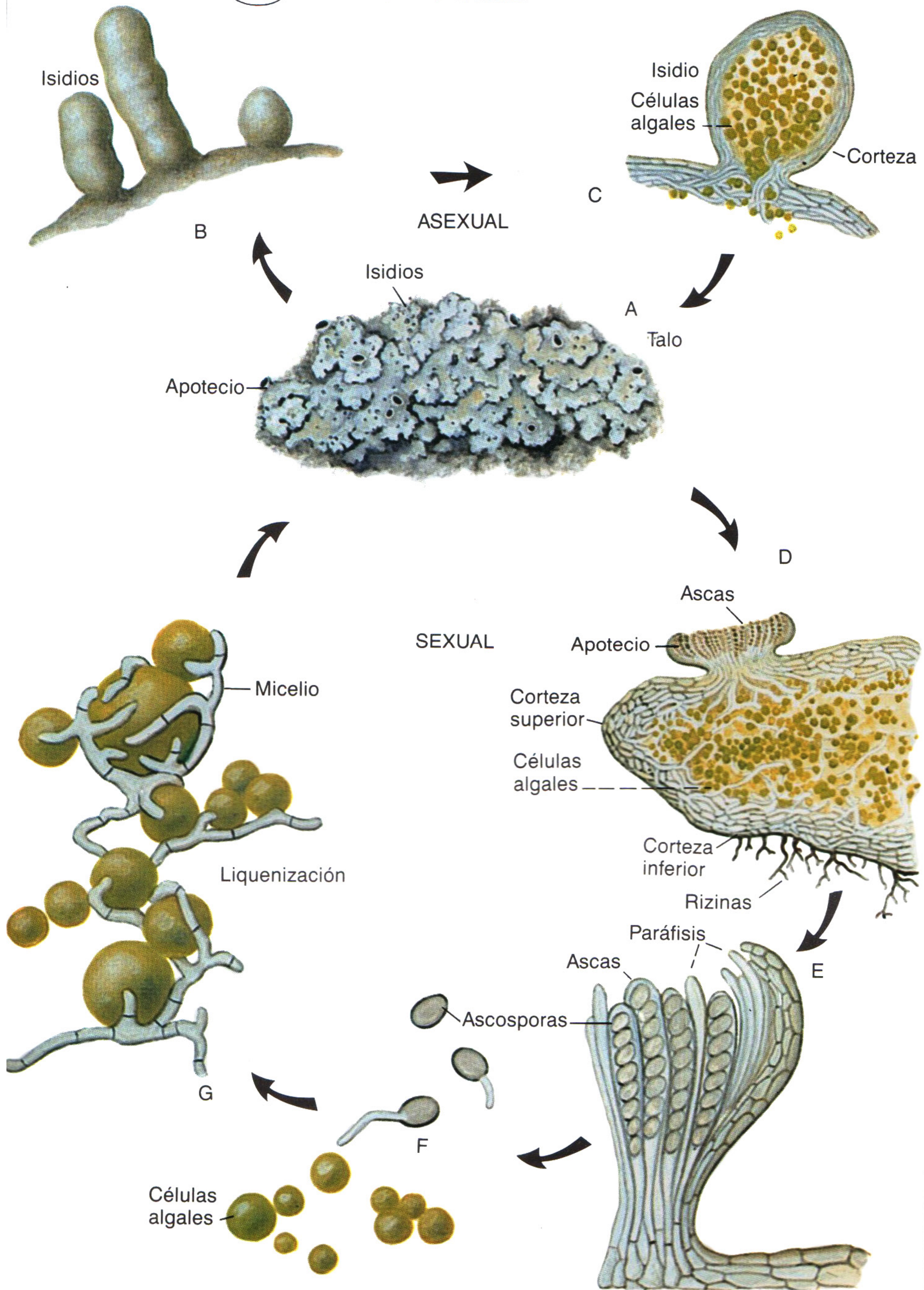
A. Talo maduro de este liquen folioso, corticícola. **B-C.** Reproducción asexual o vegetativa por medio de isidios haploides, los cuales son propágulos columnares, corticados, constituidos por hifas del hongo y células algales; los isidios desprendidos del talo liquénico son diseminados a otros lugares donde se desarrollan en nuevos talos liquénicos. **D-G.** En el talo también se realiza una reproducción sexual para formar apotecios cupuliformes con ascas y ascosporas, siguiendo el proceso usual de ascosporogénesis. Las ascosporas haploides liberadas germinan y el micelio desarrollado se combina con las células algales en el sustrato para sintetizar un nuevo talo liquénico (liquenización); en este caso las células algales corresponden a la especie *Cystococcus parmeliae*. En **D** se ilustra un corte longitudinal que muestra la anatomía interna de este liquen heterómero cloroficófilo.

Figuras 479-487. Talos foliosos, excepto el de *Psora* que es escuamuloso, y el de *Evernia* que es fruticuloso, de diversas especies de ascolíquenes (Lichenes).

479. *Parmelia* sp., con apotecios, × 1. **480.** *Peltigera canina*, × 1. **481.** *Physcia* sp., con apotecios, × 1. **482.** Sección longitudinal de un apotecio de *Physcia* sp., mostrando el himenio de ascas, × 50. **483.** El mismo himenio visto a mayor aumento, × 300. **484.** *Psora crenata*, × 1. **485-486.** *Sticta* sp., × 1. **487.** *Evernia* sp., con apotecios, × 1.

Figuras 488-496. Talos de diversas especies de ascolíquenes. **497.** Talos de basidiolíquenes (Lichenes).

488. Talo fruticuloso de *Cladonia rangiferina*, × 0.3. **489.** Talo escuamuloso de *Stereocaulon* sp., × 1. **490.** Talo fruticuloso de *Teloschistes* sp., con apotecios, × 2. **491.** Talo fruticuloso de *Usnea florida*, con apotecios, × 1. **492.** Talo escuamuloso de *Cladonia pyxidata*, con podecios y apotecios, × 1. **493.** Talo crustáceo de *Chiodecton semisanguineus*, con apotecios, × 1. **494.** Talo crustáceo de *Lecanora frustulosa*, con apotecios, × 1. **495.** Talo gelatinoso de *Leptogium* sp., con apotecios, × 1. **496.** Talo gelatinoso de *Collema* sp., con apotecios, × 1. **497.** Talos laminares del basidioliquen *Cora pavonia*, con la apariencia de un basidiocarpo de Aphyllophorales, × 1.


478 Parmelia imbricatula
Isidios
B
ASEXUAL
Isidio
Células algales
Corteza
C
Isidios
A
Talo
Apotecio
D
Ascas
SEXUAL
Apotecio
Micelio
Corteza superior
Células algales
Liquenización
Corteza inferior
Rizinas
Paráfisis
Ascas
E
Ascosporas
G
F
Células algales


479


480


Apotecios
481


Apotecio
482

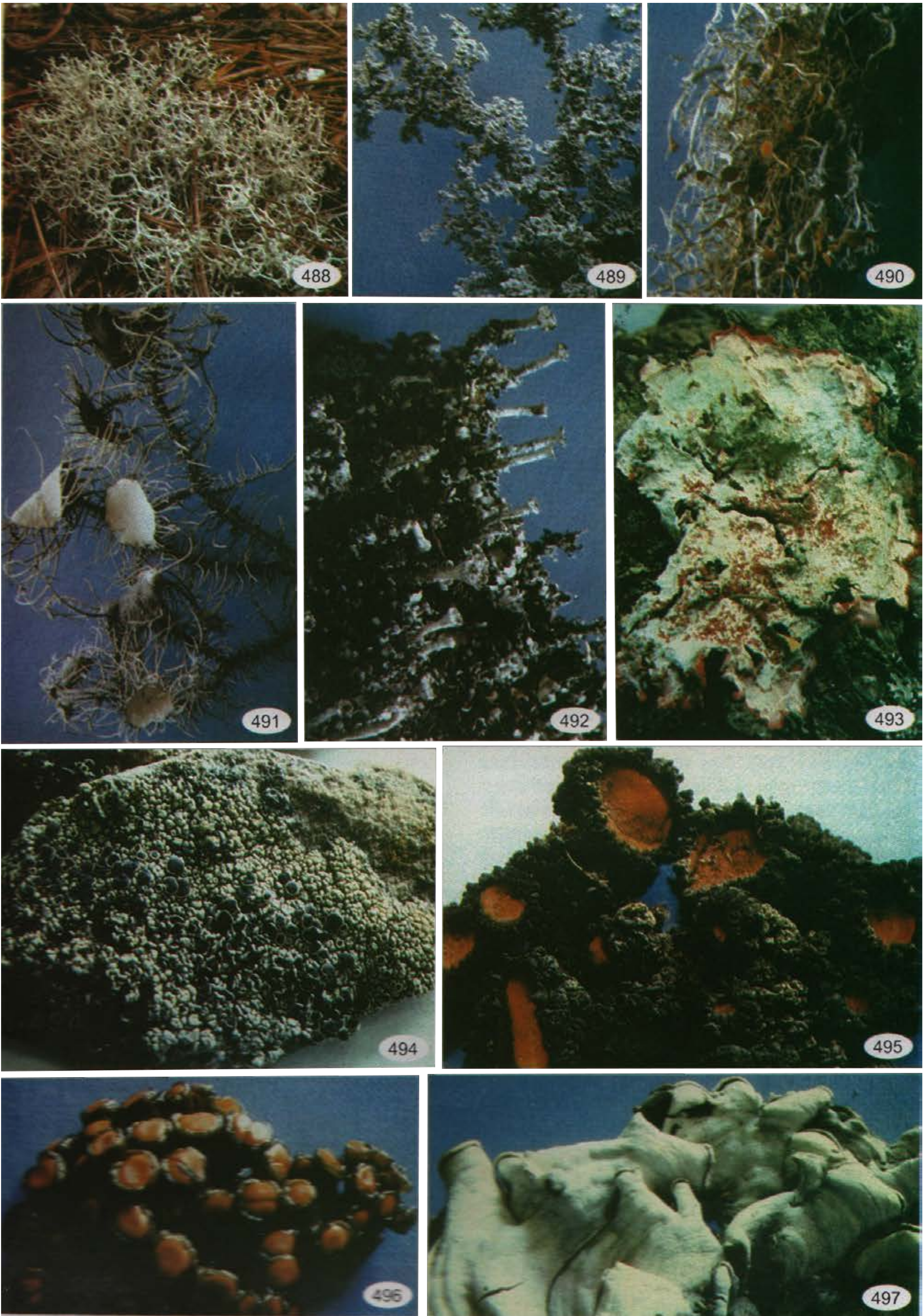

Ascas
483


484


485


486


487


488
489
490
491
492
493
494
495
496
497

tecios redondos. *P. polydactila* tiene la superficie superior brillante y lisa y los apotecios alargados, generalmente doblados hacia atrás. *P. aphthosa* difiere de las especies anteriores por presentar cefalodios irregulares en la superficie superior. *P. venosa* también tiene cefalodios, pero estos se encuentran situados sobre las venas de la superficie inferior del talo. En *Solorina* el talo es folioso o escuamuloso y los apotecios están parcialmente hundidos en el mismo. *S. crocea* tiene la médula y la superficie inferior del talo de color anaranjado o amarillo con venas del mismo color y rizoides morenos.

En la familia Stictaceae el talo es folioso, relativamente grande, liso, rugoso o plegado, lobulado en el margen, con la corteza inferior a veces tomentosa y generalmente punteada debido a la presencia de cifelas o de seudocifelas. Los apotecios son redondos y marginales o están dispersos en la superficie superior del talo. Los ficobiontes son cianofíceas del género *Nostoc* o clorofíceas del género *Protococcus*. El hábitat y la distribución comprenden cortezas de árboles en zonas tropicales y templadas. Incluye los géneros *Sticta* (figs. 485-486), *Lobaria* y *Pseudocyphellaria*. El primero es fácil de reconocer por la presencia de grandes poros cóncavos o cifelas en la corteza inferior, la cual es morena y tomentosa. *S. fuliginosa* tiene abundantes isidios en la superficie superior del talo y apotecios moreno-rojizos.

Las especies del género *Lobaria* carecen de cifelas pero tienen la superficie inferior del talo de color amarillo o moreno, a menudo moteada y tomentosa. *L. pulmonaria* se desarrolla flojamente adherida al sustrato, tiene la superficie superior del talo reticulada y forma isidios o soredios marginales o dispuestos a lo largo de las reticulaciones; presenta apotecios de color moreno castaño. Esta última especie ha sido llamada pulmonaria por la semejanza de su talo con los lóbulos pulmonares; por este motivo, fue usada supuestamente para curar enfermedades de las vías respiratorias y, en particular, afecciones pulmonares.

Pseudocyphellaria se caracteriza por la presencia de poros planos, las seudocifelas, en la corteza inferior. *P. aurata* forma soredios en los márgenes de los lóbulos amarillentos del talo y apotecios de color moreno, a veces con tonalidad purpúrea.

La familia Lecideaceae comprende especies con el talo crustáceo o escuamuloso y apotecios delimitados por un excípulo propio, sin capa algina o gonidial, llamados apotecios lecideáceos, característicos de esta y de algunas otras familias de líquenes. Los ficobiontes son algas cianofíceas del género *Gloeocapsa*, o clorofíceas de los géneros *Protococcus* y *Trebouxia*. En el género *Lecidea* el talo es crustáceo, en tanto que el género *Psora* es escuamuloso. *L. varians* tiene el talo granuloso, areolado, grisáceo, verdoso o amarillento, y apotecios pequeños, planos o convexos, amarillentos o negros; se desarrolla sobre cortezas de árboles y madera podrida. *P. crenata* (fig. 484) presenta el talo formado por escuámulas gruesas, redondas o irregulares, blanquecinas o rojo-parduscas, y apotecios pequeños, marginales, planos o convexos, morenos o negros; crece generalmente en suelos áridos o semiáridos.

La familia Lecanoraceae incluye líquenes con talos generalmente crustáceos, subfoliosos o escuamulosos que se desarrollan en rocas y cortezas de árboles en regiones árticas, alpinas y templadas. Los apotecios, redondos y generalmente numerosos, están hundidos en el talo o sobre su superficie y se hallan delimitados por un excípulo talino que presenta una capa algina o gonidial; debido a que está formado por tejido del talo, tiene el mismo color que este y desplaza en su totalidad o parcialmente el excípulo propio del apotecio. Estos son los apotecios lecanorinos característicos de esta y de otras familias de líquenes. Los ficobiontes son algas de los géneros *Protococcus* y *Trebouxia*. Incluye, entre otros, los géneros *Lecanora*, *Candelariella* y *Haematomma*. El primero tiene talos crustáceos o subfoliosos, cuyos sustratos son las cortezas de los árboles y las rocas. *L. frustulosa* (fig. 494) tiene talos rupícolas de color gris verdoso o amarillento, y apotecios más o menos pequeños, planos o convexos, cuya parte superior es discoidal, morena, rojiza o negra y que tienen el excípulo del mismo color del talo. Una especie semejante es *L. esculenta*, el liquen del maná, muy común sobre rocas y tierras áridas de Asia Menor y del norte de África. En *Candelariella* el talo es crustáceo o algo escuamuloso, amarillo o verdoso grisáceo, liso, rugoso o granuloso, a veces lobulado en el margen, con apotecios pequeños o de tamaño mediano, más o menos del mismo color que el talo. *C. crenulata* se desarrolla sobre rocas en las que sus talos forman manchas llamativas de color amarillo pálido o amarillo limón, con la superficie finamente granulosa y el borde lobulado crenado. En *Haematomma* el talo es crustáceo, con la superficie finamente granulosa, lisa o rugosa, y los apotecios con el disco rojo o moreno. *H. puniceum* se desarrolla sobre cortezas de árbolles y rocas; tiene el talo grueso, verdoso, amarillo o grisáceo en el que contrastan los apotecios pequeños, redondos, de color rojo sangre o escarlata.

En la familia Acarosporaceae el talo es costroso, escamoso o escuamuloso, de estructura poco diferenciada; se fija al sustrato por medio de rizoides o por una estructura umbilicada. Los apotecios son inmersos, sésiles o algo pedicelados, con excípulo propio o taloide. Los ficobiontes son clorofitas del género *Protococcus*. *Acarospora* comprende especies de talo escuamuloso areolado, generalmente poco diferenciado y plectenquimatoso en todo su grosor, con apotecios inmersos o, en ocasiones, superficiales, de uno a varios por areola y con un excípulo taloide. *A. citrina* presenta talos de color amarillo limón o blanco, con apotecios pequeños, rojizos o moreno-negruzcos; se desarrolla sobre rocas no calcáreas, al contrario de otras especies, como *A. glaucocarpa* y *A. immersa*. *A. arenosa* es característica de areniscas, *A. reagens* de suelos arenosos, *A. cineracea* de basalto, *A. californica* de granito y *A. flava* de rocas alpinas y subalpinas.

En la familia Pertusariaceae et talo es crustáceo, con el himenio amiloide, expuesto desde los primeros estadios del desarrollo del apotecio, el cual presenta paráfisis y un excípulo rudimentario, pero no tiene perífisis. Hay formación de soredios e isidios pero no de cefalodios. Algunos autores elevan esta familia a la categoría de orden (Pertusariales) por diferencias en la estructura de las ascas, muy parecida a la que

presentan los hongos del orden Rhytismatales. Los ficobiontes son clorofitas, en particular *Protococcus*. *Pertusaria* es un género cosmopolita, con el talo gris verdoso y los apotecios pequeños y negros; comprende numerosas especies, entre ellas *P. pertusa*, que se desarrolla sobre árboles y rocas en Norteamérica.

En la familia Umbilicariaceae (= Gyrophoraceae) el talo es folioso, con tendencia a presentar consistencia coriácea y quebradiza y de estructura estratificada, con clara diferenciación en las capas corticales plectenquimatosas, algal y medular esponjosa; fijo al sustrato por un ombligo. Los apotecios son sésiles o provistos de un pedicelo corto, solitario, pero con el disco peritecial circunvolucionado, lo que en ocasiones da la apariencia de que son compuestos; a veces presentan un excípulo taloso, en tanto que el excípulo propio del apotecio puede faltar con frecuencia. Los ficobiontes son algas del género *Protococcus*. Dos géneros de esta familia son *Umbilicaria* (= *Gyrophora*) y *Omphalodium*. *U. mammulata* presenta el talo moreno, ancho y coriáceo, con la superficie inferior y las rizinas negras; los apotecios son escasos, con fisuras concéntricas; se desarrolla sobre rocas y acantilados. *U. deusta* difiere de la especie anterior por presentar el talo más oscuro, con la superficie superior cubierta por isidios finos y cortos. *O. arizonicum* presenta el talo verde amarillento, coriáceo, con la superficie superior áspera, papilada, rugosa, provista de numerosos apotecios en la madurez, de color moreno oscuro o negro, con rizinas gruesas y aplanadas; se desarrolla sobre rocas y peñascos expuestos en la parte alta de las montañas del sur de Estados Unidos (por ejemplo de Arizona) y del norte de México.

La familia Parmeliaceae incluye formas con el talo folioso o subfruticuloso, comprimido, más o menos lobulado y con apotecios redondos, generalmente sésiles, a veces algo pedicelados. Tiene como ficobiontes algas de los géneros *Protococcus* y *Trebouxia*. Está ampliamente distribuida en regiones tropicales, templadas y árticas, sobre cortezas de árboles y piedras. El género más común es *Parmelia*, pero también son frecuentes los géneros *Pseudevernia*, *Cetraria* y *Candelaria*.

Parmelia (fig. 479) tiene el talo lobulado, a veces ciliado en el margen o con frecuencia cubierto por soredios e isidios laminares o marginales, y con la superficie inferior generalmente morena o negra. Comprende unas 800 especies, entre ellas *P. imbricatula* (fig. 478), con el talo lobulado, amarillento o blanquecino, más o menos plegado, a menudo cubierto por soredios o isidios y a veces por apotecios dispersos cuyo disco es cóncavo y de color moreno castaño. Se desarrolla sobre cortezas de árboles, madera muerta y rocas. Una especie parecida a la anterior, pero sin isidios, es *P. caperata*. *P. cumberlandia* tiene el talo verde amarillento o verde grisáceo con lóbulos angostos y apotecios morenos; es común sobre rocas. *P. furfuracea* presenta el talo gris verdoso o grisáceo, subfruticuloso, sólido, aplanado y acanalado en la superficie inferior; tiene apotecios marginales, grandes y acopados; se desarrolla sobre cortezas de árboles.

Pseudevernia comprende especies cuyo talo fruticuloso o subfruticuloso presenta la superficie inferior acanalada y apotecios en forma de copa. *P. cladonia* tiene la superficie inferior blanca con manchas negras. *P. intensa* tiene dicha superficie negra en el centro y blanca con manchas amarillentas en el margen. Ambas especies se desarrollan sobre cortezas de coníferas.

En *Cetraria* el talo es folioso o fruticuloso con apotecios marginales o terminales, redondos o irregulares, sésiles o subpedicelados. *C. fendleri* tiene el talo folioso; se desarrolla sobre cortezas de árboles, especialmente de pinos. *C. islandica* o liquen de Islandia, cuyo talo es subfolioso o fruticuloso, crece sobre el suelo y ocasionalmente sobre ramas, en zonas nórdicas o en regiones alpinas.

La familia Candelariaceae comprende géneros que con frecuencia han sido incluidos en la familia Parmeliaceae, como *Candelaria*, cuyos representantes son líquenes foliosos pequeños con el talo irregularmente lobulado, y por lo común amarillo, que se desarrollan sobre cortezas de árboles. *C. concolor* tiene el talo redondo o irregular, muy lobulado, amarillo, amarillo verdoso o grisáceo, con apotecios pequeños, amarillos o parduscos.

La familia Physciaceae incluye líquenes con el talo generalmente crustáceo o folioso y los apotecios redondos, lecideínos o lecanorinos, y que tienen como ficobiontes algas del género *Protococcus*. Son importantes, entre otros, los géneros *Physcia* (figs. 481-483) y *Buellia*. En el primero, el talo es folioso, en ocasiones crustáceo, más o menos lobulado, blanco grisáceo, con la superficie inferior pálida, raras veces oscura o negra como en *Parmelia*, y los apotecios, que son cóncavos o planos, tienen el excípulo del mismo color del talo y esporas morenas, bicelulares. *Ph. stellaris* es una especie cosmopolita que crece sobre árboles y rocas, con el talo gris verdoso, blanquecino o pardusco, cuyos bordes tienen lóbulos angostos muy ramificados, enteros o crenados en el margen.

En *Buellia* el talo es crustáceo o granuloso y generalmente areolado, con apotecios hundidos o sésiles, planos o convexos y las esporas morenas u ocasionalmente hialinas, bicelulares. *B. punctata* es común sobre madera y rocas; tiene el talo delgado, de color ceniciento o verdoso y los apotecios pequeños, negros.

En la familia Teloschistaceae el talo es crustáceo, folioso o fruticuloso, frecuentemente de color anaranjado o amarillo; y los apotecios **concoloros**, es decir, del mismo color con relación al talo, con el excípulo taloide (lecanorinos) y las esporas incoloras. Los ficobiontes son algas del género *Protococcus*. Son comunes los géneros *Teloschistes*, *Xanthoria* y *Caloplaca*.

En *Teloschistes* (fig. 490) el talo es folioso o fruticuloso, más o menos lobulado o ramificado, con los apotecios laterales, terminales o dispersos, enteros, crenulados o ciliados. *T. chrysophthalmus* y *T. exilis* son especies conspicuas de color anaranjado o amarillo, que se desarrollan sobre ramas de árboles y arbustos expuestos al sol, en regiones semiáridas; la primera tiene el talo con ramas aplanadas y cortas (1 cm de largo); en la segunda, las ramas del talo son un poco aplanadas o cilíndricas, delgadas (hasta de 2-3 cm de largo).

Xanthoria se caracteriza por el talo folioso, de bordes angostos y de color anaranjado o amarillento. *X. elegans*, de brillante color anaranjado, y *X. saxicola*, de color anaranjado amarillento opaco, crecen sobre rocas (la segunda especie sólo en rocas calcáreas), en tanto que *X. candelaria* crece sobre árboles en bosques abiertos y a la orilla de los caminos.

Caloplaca comprende especies con el talo crustáceo, subcrustáceo o escuamuloso, areolado y más o menos lobulado en el margen. *C. cinnabarina* es una especie rupícola con el talo crustáceo, agrietado y areolado y escamoso, de color anaranjado, y con los apotecios pequeños, del mismo color del talo o de color rojo cinabrio.

En la familia Usneaceae el talo es fruticuloso, erecto o colgante, con los apotecios laterales o terminales, acopados o casi discoidales de tipo lecanorino y con el excípulo concoloro con relación al talo. Los ficobiontes corresponden a algas del género *Protococcus*. Son muy comunes los géneros *Usnea*, *Ramalina* y *Evernia*. El primero comprende algunas de las especies más comunes de líquenes fruticulosos, generalmente de color gris verdoso o amarillento y con las ramas del talo, que son cilíndricas, provistas de ramitas que se desarrollan en ángulo recto; dichas especies reciben los nombres comunes de barbas de árbol, de viejo, de fraile y de capuchino. *U. barbata* tiene el talo flexible, colgante, con las ramas delgadas, poco divididas, y los apotecios pequeños, escasos, enteros o provistos en el margen de ramitas radiales, fibriloides. *U. florida* (fig. 491) presenta el talo pequeño, más o menos rígido y erecto, con las ramas gruesas, cilíndricas, cortas, muy divididas, en su mayor parte de manera dicotómica, y tiene los apotecios pequeños, medianos o grandes (hasta de 1.5 cm de diámetro), de cuyo excípulo salen ramitas radiales fibriloides. *U. longissima* tiene el talo colgante, flexible, con las ramas delgadas, muy largas, poco divididas, y los apotecios pequeños, muy escasos, generalmente provistos de ramitas radiales, fibriloides. Las tres especies mencionadas crecen sobre cortezas de árboles y a veces sobre madera podrida, de preferencia en bosques de coníferas y encinos, sobre cortezas de árboles. *U. florida* se desarrolla también sobre ramas de arbustos y, ocasionalmente, sobre rocas.

En *Ramalina* el talo es erecto o tendido con las ramas dicotómicas aplanadas, y con los apotecios laterales o terminales, sésiles o pedicelados, cóncavos, planos o convexos; las esporas presentan un septo transversal, en contraste con los otros géneros de la familia, que tienen esporas aseptadas. *R. ecklonii* (= *R. yemensis*) tiene el talo delgado, membranáceo, amarillo verdoso, con las ramas lanceoladas, estriadas longitudinalmente y los apotecios pequeños, numerosos, laterales; es común sobre árboles en bosques de coníferas. *R. americana* (= *R. fastigiata*) tiene el talo coriáceo, más o menos rígido, de color gris verdoso o amarillento, con las ramas erectas, lisas o estriadas, y los apotecios pequeños o de tamaño mediano, generalmente terminales o subterminales; se desarrolla sobre árboles, arbustos y, en ciertas ocasiones, rocas. *R. reticulata* se caracteriza por su talo colgante, más o menos rígido, de color gris verdoso, muy ramificado, perforado a manera de red, lo que le da el aspecto de encaje, y por los apotecios pequeños marginales o laterales; se desarrolla sobre árboles y madera podrida.

En *Evernia* (fig. 487) el talo es erecto, postrado o colgante, con las ramas aplanadas y los apotecios grandes, cóncavos, persistentes, de diferente color al del talo, marginales o terminales. *E. prunastri* tiene el talo subpéndulo o colgante, de color verdoso o amarillento, más claro y acanalado en la superficie inferior, más o menos sorediado, muy ramificado dicotómicamente en forma divergente, y los apotecios escasos, de tamaño mediano y dispuestos en posición lateral; se desarrolla sobre árboles y madera en putrefacción, y ocasionalmente sobre rocas. *E. mesomorpha* presenta el talo erecto o colgante, verdoso, amarillento o pálido, muy ramificado, con las ramas aplanadas o irregularmente cilíndricas, rugosas, lagunosas, sorediadas e isidiadas, punteadas de negro y con escasos apotecios; se desarrolla sobre cortezas de coníferas y encinos en zonas templadas y, en ocasiones, alpinas o subalpinas.

Las especies de la familia Cladoniaceae generalmente presentan un talo doble que, según el grado de desarrollo, muestra dos tipos de talos: uno primario crustáceo, granuloso o escuamuloso que a veces desaparece pronto, y uno secundario fruticuloso, derivado del anterior y constituido por ramas erectas, ramificadas o sencillas, llamadas **podecios** cuando son huecas, y **seudopodecios** o **estípites** cuando son sólidas; sobre estas ramas se desarrollan los apotecios (de tipo lecideíno), con un excípulo propio bien definido. Los ficobiontes son algas del género *Protococcus*. Se desarrollan sobre suelos y rocas, cortezas de árboles y madera podrida, en regiones árticas, templadas y alpinas. Son comunes los géneros *Cladonia* (= *Cladina*), *Baeomyces* y *Stereocaulon*. Eventualmente los dos últimos géneros son segregados en las familias Baeomycetaceae y Stereocaulaceae, respectivamente.

En *Cladonia* el talo primario es persistente o transitorio, escuamuloso o crustáceo, y de él se originan podecios sencillos o ramificados, cilíndricos, irregulares, acopados o infundibuliformes, aunque estos también pueden formarse de los podecios viejos, de manera que se presentan podecios primarios, secundarios y terciarios; los apotecios son terminales sobre los podecios o sobre los ensanchamientos acopados o copas de los mismos. *C. rangiferina* (= *Cladina rangiferina*), *C. alpestris* (= *Cladina stellaris*) y *C. sylvatica* son los llamados líquenes de los renos, que tienen el talo primario evanescente y los podecios más o menos largos y ramificados, con los apotecios solitarios o en grupos sobre los ápices de las ramas.

En *C. rangiferina* (fig. 488) los podecios son muy largos, grisáceo-verdosos o moreno-grisáceos, con los apotecios morenos, convexos. *C. alpestris* tiene los podecios radialmente ramificados, de tamaño medio y con una o varias de las ramas de los mismos más largas y erguidas que las otras; forma apotecios de color moreno. *C. sylvatica* presenta los podecios muy ramificados, relativamente cortos, grisáceo-verdosos o amarillentos y los apotecios morenos o rojizos. *C. bellidiflora* es un vistoso liquen con el talo primario rara

vez persistente y los podecios más o menos escuamulosos, cilíndricos, poco ramificados, provistos de copas angostas o pequeñas, sobre las cuales se desarrollan apotecios de brillante color rojo escarlata, por lo cual se le da el nombre común de soldados británicos, igual que a su especie afín más pequeña y menos escuamulosa, *C. cristatella*. *C. pyxidata* (fig. 492) tiene el talo primario persistente y los podecios erguidos en forma de copa o de embudo con su cavidad provista de soredios; en el margen de dichas copas se forman los apotecios, de color moreno. *C. verticillata* también tiene el talo primario persistente y podecios en forma de copa; estos son más o menos alargados y proliferan en el centro de las copas o, en parte, en el margen de las mismas, donde además se forman los apotecios, de color moreno.

En el género *Baeomyces* el talo es crustáceo, granuloso o subescuamuloso, tiene seudopodecios o estípites cortos y sencillos, en cuyo ápice se forman los apotecios de color rosado o moreno. *B. fungoides* (= *B. roseus*) presenta el talo primario grueso, grisáceo, los seudopodecios o estípites hasta de 1 cm de alto y los apotecios de color rosado; es común sobre el suelo en los taludes de los caminos. *B. rufus* tiene podecios o estípites cortos (menores de 0.5 cm de largo), de tonalidad bronceada y apotecios de color moreno rojizo o moreno oscuro; se desarrolla sobre suelos y rocas.

En *Stereocaulon* (fig. 489) el talo primario es cruztáceo, granuloso o rudimentario y fugaz; de este se originan seudopodecios ramificados que presentan escuámulas o pequeñas estructuras semejantes a hojitas granulosas o lobuladas, conocidas con el nombre de filocladios y, a veces, también presentan soredios o cefalodios. Los apotecios son laterales o terminales en los seudopodecios, con el disco aplanado o convexo, de color moreno, moreno rojizo o negro. *S. pileatum* es una especie terrícola que forma seudopodecios erguidos, densamente escuamulosos, de color gris blanquecino, poco ramificados y con el ápice provisto de soredios blancos o apotecios moreno rojizos. *S. dactylophyllum* es una especie saxícola cuyos seudopodecios grisáceos están cubiertos, en la parte lateral, por abundantes filocladios dactiloides o coraloides y presentan apotecios oscuros en el ápice.

Orden Graphidiales

La familia Graphidiaceae es la más representativa de este orden. Comprende líquenes de regiones tropicales y templadas, con el talo crustáceo, que se desarrollan de preferencia sobre cortezas de árboles; presentan ascocarpos que contienen ascas unitunicadas, los cuales corresponden a los llamados histerotecios, que generalmente son alargados, a veces curvos, sencillos o ramificados, con una hendedura longitudinal y un excípulo propio bien definido que puede estar cubierto por una delgada capa taloide. Los ficobiontes son algas verdes de los géneros *Palmella* y *Trentepohlia*.

En el género *Graphis* el talo forma una costra delgada y lisa sobre el sustrato, a veces más o menos hundida en este último, con los histerotecios, también llamados en este caso apotecios lirelinos o **lirelas**, lineares, rectos o curvos, y flexuosos, sencillos o ramificados y hundidos o algo emergentes, los cuales contienen paráfisis sencillas y ascas claviformes o casi cilíndricas, con esporas tabicadas. *G. scripta*, el llamado liquen de las escrituras, es una especie corticícola fácil de reconocer por el talo liso o un poco áspero y rugoso, gris verdoso, blanquecino o amarillento, con histerotecios largos y angostos, grisáceos o negros, que se asemejan a los signos taquigráficos o recuerdan ciertas escrituras antiguas. Los líquenes de este orden son clasificados también, por algunos autores, en el orden Hysteriales de la siguiente clase.

Clase Loculoascolichenes

Comprende los órdenes Hysteriales y Pyrenulales.

Orden Hysteriales

Este orden es una entidad taxonómica natural que incluye tanto hongos no liquenizados como hongos liquenizados cuyas fructificaciones tienen seudoparáfisis o filamentos estériles unidos tanto a la base como al techo del ascocarpo, el cual es un histerotecio con ascas bitunicadas, o bien se forman parafisoides, filamentos estériles situados entre las ascas, como las paráfisis, pero que son gruesos, ramificados, anastomosados y que a menudo forman un retículo.

En la familia Arthoniaceae el talo es costroso, parcialmente hundido en el sustrato, al que se fija por medio de rizoides hifales. Los apotecios son discoidales, lineares o irregulares y a veces ramificados, solitarios o en grupos estromáticos, con paráfisis ramificadas y entrecruzadas, por lo común sin excípulo o este es rudimentario. Los ficobiontes pertenecen a los géneros *Palmella*, *Trentepohlia* y *Phyllactidium*. Comprende los géneros *Arthonia* y *Arthothelium*. En el primero las esporas presentan uno a varios septos transversales; en el segundo, tienen septos transversales y longitudinales. En *Arthonia incarnata*, que se desarrolla sobre cortezas de árboles, el talo es gris verdoso o blanco grisáceo; los apotecios son pequeños, con el disco convexo, moreno rojizo y las esporas tienen de uno a dos septos. En *Arthothelium sanguineum*, que también se desarrolla sobre cortezas de árboles, el talo es blanco a blanco amarillento, los apotecios son pequeños, inmersos o algo superficiales, redondos, oblongos o un poco irregulares, con el disco de blanco a moreno rojizo oscuro o negro, y las esporas tienen de 7 a 11 septos transversales y de 3 a 5 septos longitudinales.

La familia Opegraphaceae comprende especies distribuidas en zonas tropicales y templadas, con el talo crustáceo y los histerotecios lineares, hundidos o algo emergentes y delimitados por un margen excipular. Los ficobiontes son algas de los géneros *Trentepohlia* y *Phycopeltis*.

En el género *Opegrapha* el talo es superficial o está hundido en el sustrato, con los histerotecios lineares, fusiformes, elipsoidales o irregulares, generalmente negros. *O. calcarea* es una especie saxícola cuyo talo es

más o menos delgado, de color gris verdoso o blanquecino y a veces pulverulento; presenta histerotecios oblongos o elipsoides, curvos o flexuosos, dispersos o agrupados radialmente y esporas elipsoides, triseptadas. *O. varia* es semejante a la especie anterior, pero tiene los histerotecios cortos y anchos y las esporas fusiformes, pluriseptadas (con tres a siete septos); se desarrolla sobre cortezas de árboles.

En el género *Chiodecton* el talo es superficial sobre el sustrato y los histerotecios, morenos o negros, están agrupados en un estroma y presentan un excípulo propio bien desarrollado. *Ch. sanguineum* (fig. 493) es una especie corticícola cuyo talo es moderadamente grueso, de intenso color rojo en el margen y gris verdoso pálido, casi blanco o rojizo en el centro, con los histerotecios pequeños, negruzcos, hundidos en el estroma blanquecino, y las esporas fusiformes o elipsoides, triseptadas. Una especie afín es *Ch. semisanguineus*. Algunos autores segregan este género en la familia Chiodectonaceae.

La familia Roccellaceae se caracteriza por el talo generalmente fruticuloso, erecto, más o menos ramificado, fijo al sustrato por un disco basal y los histerotecios hundidos o superficiales y sésiles, redondos o alargados, con el excípulo taloide y las esporas triseptadas. Está distribuida en zonas templadas y subtropicales, sobre rocas y cortezas de árboles. Los ficobiontes son algas del género *Trentepohlia.*

El género *Roccella* comprende especies con el talo fruticuloso, erecto, con las ramas generalmente coriáceas, planas, lisas o granulosas, a veces algo retorcidas y con los histerotecios laterales, sésiles. Es frecuente sobre rocas, arbustos y ramas de árboles, en la región del Mediterráneo, en California y Baja California. *R. tinctoria* es importante por las sustancias que contiene, usadas como colorantes (en particular la orchilla) o como base en la preparación de los mismos: el ácido orsélico, a partir del cual se obtiene, principalmente, la orceína ya mencionada, colorante empleado en biología para teñir preparaciones microscópicas. Este liquen tiene el talo gris verdoso o blanquecino con las ramas largas, rígidas, cilíndricas o aplanadas, provistas de soralios, y los histerotecios negros, planos o algo convexos. *R. babingtonii* también proporciona un colorante de intenso color púrpura; presenta el talo blanco o gris claro, provisto de soralios, pero con escasos apotecios, erecto o colgante sobre rocas y ramas de árboles. *R. fuciformis* tiene el talo blanco opaco o grisáceo amarillento, cuyas ramas son dicotómicas, acintadas y puntiagudas, con los apotecios oscuros, marginales y terminales.

Orden Pyrenulales

Comprende los llamados pirenolíquenes, cuyos ascocarpos, denominados peritecios por muchos autores, son seudotecios (seudoperitecios), los cuales contienen ascas bitunicadas que generalmente alternan con filamentos estériles que pueden ser paráfisis, seudoparáfisis o **parafisoides**. Se desarrollan sobre cortezas de árboles, madera podrida, rocas, suelo y hojas de plantas tropicales. Es un orden complejo que ha sido clasificado de muy diversas maneras. Entre otras, incluye las familias Pyrenulaceae, Verrucariaceae y Strigulaceae.

En la familia Pyrenulaceae el talo es crustáceo, a veces hundido parcial o totalmente en el sustrato; los seudotecios son esféricos o subesféricos y se abren por un ostíolo terminal. Los ficobiontes son algas verdes del género *Trentepohlia*. En el género *Pyrenula* los seudotecios son pequeños, con paráfisis sencillas y esporas tabicadas. *P. nitida*, que se desarrolla sobre cortezas de árboles, tiene el talo delgado, algo brillante, de color gris verdoso o pardusco, y los seudotecios negros, aislados o parcialmente agrupados o conglomerados.

En la familia Verrucariaceae el talo es crustáceo, escuamuloso y, en raras ocasiones, umbilicado, generalmente con seudotecios más o menos hundidos que contienen paráfisis evanescentes gelatinizadas, aunque en ocasiones son persistentes. Se incluyen especies que se desarrollan sobre rocas, árboles y suelos, como en la mayoría de los líquenes, y en formas acuáticas continentales y marinas. Algunos autores segregan esta familia en el orden Verrucariales. Los ficobiontes son algas verdes de los géneros *Protococcus* y *Trebouxia*. Son frecuentes los líquenes de los géneros *Verrucaria* y *Dermatacarpon*. Este último género con frecuencia se clasifica en la familia Dermatocarpaceae.

En *Verrucaria* el talo es crustáceo, a veces hundido en el sustrato, con seudotecios pequeños, aislados o dispuestos en grupos en forma de puntuaciones generalmente negras, sobre verrugas o aréolas. Comprende líquenes rupícolas o saxícolas que a veces sólo crecen de manera específica sobre determinados tipos de rocas: unas veces sobre rocas silíceas y otras sobre calcáreas. *V. maura* tiene el talo finamente agrietado, areolado, moreno oscuro o negro; se desarrolla sobre rocas a lo largo de las costas marinas. *V. calciseda*, cuyo talo es grisáceo blanquecino, crece sobre rocas, en tanto que *V. papillasa*, de talo moreno oscuro verdoso, invade rocas arcillosas.

En *Dermatocarpon* el talo es escuamuloso o folioso y umbilicado, con puntuaciones negras que corresponden a los seudotecios. *D. miniatum* tiene el talo pequeño, folioso, más o menos discoidal, entero o lobulado, de color grisáceo, a veces azuloso; se desarrolla sobre rocas, principalmente en regiones semiáridas. *D. fluviatile* presenta el talo folioso, irregularmente lobulado, de color moreno claro y con la superficie inferior negruzca; crece sobre rocas, en ríos y lagos, un poco arriba del nivel del agua. *D. hepaticum* es una especie terrícola cosmopolita de talo escuamuloso, moreno rojizo oscuro, negro en la parte inferior.

La familia Strigulaceae comprende especies tropicales y subtropicales, foliícolas, corticícolas y rupícolas, cuyo talo es crustáceo con los seudotecios muy pequeños, generalmente negros, aislados, a veces agrupados, más o menos hundidos en el mismo y provistos de un ostíolo terminal y de paráfisis libres, sencillas o bifurcadas. Los ficobiontes son algas verdes de los géneros *Cephaleuros*, *Phycopeltis* y *Trentepohlia*, que son representativos de los líquenes de los géneros *Strigula* y *Porina*.

Los representantes del género *Strigula* son exclusi-

vamente foliícolas, con el talo adherido a la superficie de hojas de árboles y arbustos que le sirven como sustrato, al cual se fijan por medio de hifas rizoidales; presentan seudotecios muy pequeños, generalmente negros, cuyas paráfisis son libres y carecen de ramificaciones. Los ficobiontes son algas del género *Cephaleuros*. *S. complanata* es un liquen foliícola, **epífilo** que forma pequeñas costras gris-verdosas o amarillentas, discoidales, frecuentemente lobuladas en el margen.

Las especies del género *Porina* son corticícolas y rupícolas, cuyo talo forma costras delgadas sobre el sustrato. Los ficobiontes son algas del género *Trentepohlia*. *P. cinerea* se desarrolla sobre corteza de árboles; forma un talo de color gris ceniciento que, en la superficie, sólo parece ser una mancha del sustrato en el cual está totalmente hundido.

SUBDIVISIÓN BASIDIOLICHENES
BASIDIOLÍQUENES

Comprende un número reducido de líquenes cuyas fructificaciones contienen basidios, de manera que las esporas que producen son basidiosporas. Los más frecuentes, de los géneros *Cora* y *Dictyanema*, pueden ser clasificados en el orden Aphyllophorales y en las familias Coraceae y Dictyonemataceae, aunque también han sido incluidos en la familia Thelephoraceae, de la clase Holobasidiomycetes, a la cual pertenecen los micobiontes de estos líquenes. Además, han sido descritos algunos hongos liquenizados en el orden Agaricales, por ejemplo en el género *Omphalina*, de la familia Tricholomataceae.

En el género *Cora* el talo, que corresponde a la fructificación del micobionte, es liso, en forma de repisa, arriñonado o circular y constituye el himenio en la superficie inferior. Los ficobiontes son algas cianofíceas de los géneros *Scytonema* y *Chroococcus*. *C. pavonia* (fig. 497) tiene el talo liso, estriado concéntricamente, delgado y membranáceo, más o menos imbricado y dispuesto en roseta (su forma recuerda la cola del pavo real, de ahí su nombre específico), de color blanco grisáceo en la superficie superior, amarillento, rosado o rojo en la superficie inferior. Se desarrolla en regiones tropicales sobre madera podrida, cortezas de árboles y suelos musgosos.

El género *Dictyonema* se caracteriza por el talo (cuerpo fructífero del micobionte) circular, semicircular o irregularmente extendido sobre el sustrato, con el himenio dispuesto en la superficie inferior, pero también hay basidios dispersos en la superior. Los ficobiontes son algas cianofíceas del género *Scytonema*. La especie más común es *D. sericeum*, cuyo talo es delgado, membranáceo, áspero, hirsuto, gris verdoso en la superficie superior, rosado amarillento o verdoso en la parte inferior. Se desarrolla en regiones tropicales sobre cortezas de árboles y rocas musgosas.

Capítulo 11

Micorrizas

Las **micorrizas** son órganos compuestos por la asociación simbiótica mutualista de hifas de hongos y raíces de plantas vasculares, aunque también pueden asociarse dichas hifas con los rizoides de las briofitas.

Las simbiosis micorrícicas varían según la clase de hongo y de planta involucrados y en sus características morfológicas e histológicas. En la mayoría de las asociaciones micorrícicas, uno de los miembros (la planta autotrófica) proporciona los compuestos carbonados, procedentes de la fotosíntesis, al otro miembro (el hongo heterotrófico). La excepción a esto sería la simbiosis que establecen ciertas plantas carentes de clorofila y, por ende, no fotosintetizadoras, con algunos hongos, los cuales abastecen a estas plantas con los compuestos orgánicos que necesitan para vivir y que los hongos obtienen previamente de manera saprobioica. Por otro lado, los hongos derivan agua y minerales esenciales del suelo que, después de pasar por los tejidos fúngicos, son incorporados a los tejidos de la planta. Existe por tanto un movimiento bidireccional, simultáneo, selectivo y polar, entre el hongo y la planta. Es selectivo porque sólo ciertas sustancias, no todo el contenido soluble de las hifas y de las células, parecen trasladarse. Es polar porque el carbono pasa de la planta hacia el hongo, y los nutrimentos obtenidos del suelo se transportan en la dirección contraria. Este movimiento bidireccional de materiales a través de la interfase planta-hongo constituye un aspecto de gran interés para la investigación científica.

Se reconocen dos tipos generales de micorrizas: *a*) micorrizas endotróficas o **endomicorrizas**, en las que las hifas del hongo se establecen dentro de las células vivas de las raíces de la planta, y *b*) micorrizas ectotróficas o **ectomicorrizas**, en las que la mayor parte del micelio del hongo aparece como un manto alrededor de los tejidos superficiales de las raíces, con hifas intercelulares pero no intracelulares.

MICORRIZAS ENDOTRÓFICAS

Son bien conocidas las micorrizas endotróficas de *Corallorhiza* y otras muchas orquídeas, sobre todo las epífitas. Las pocas especies de *Corallorhiza*, orquídeas que viven en climas nórdicos templados, tienen muy poca clorofila o carecen de ella, por lo que presentan un color blanco o rosáceo pálido; carecen de pelos absorbentes en sus raíces, por lo que su vida depende de las micorrizas que forman. El hongo asociado, que no ha sido aún identificado y nombrado, tiene hifas septadas que se encuentran principalmente dentro de las células periféricas de las raíces; hacia el centro de estas el micelio se hace menos abundante. Aparentemente, el micelio obtiene elementos nutritivos del suelo y los transporta a la orquídea, y dentro de las raíces parte del micelio es digerido y su contenido alimenticio utilizado por la planta. A cambio de esto, la orquídea le proporciona al hongo ciertas sustancias que este no podría obtener de otra manera.

Muchas otras orquídeas, aun aquellas que en estado adulto poseen clorofila, tienen micorrizas para obtener su alimento, y aunque algunas pueden prescindir de ellas se desarrollan mejor cuando las tienen. En la mayoría de los casos, la simbiosis con el hongo se inicia desde la germinación de las semillas, ya que estas, que son pequeñísimas y que carecen de endospermo y de un embrión bien constituido, no pueden germinar en un medio pobre o carente de sustancias nutritivas; si se encuentra el hongo apropiado, las semillas germinan debido a los elementos nutritivos que este les proporciona, tales como azúcares y sustancias promotoras del crecimiento. Aun cuando las orquídeas con hojas verdes pueden presumiblemente manufacturar suficientes carbohidratos para realizar sus funciones vitales, los hongos micorrícicos que se asocian con ellas son indispensables para la obtención de agua y minerales del suelo.

Otros tipos de plantas, como musgos, helechos, gimnospermas y angiospermas, también tienen micorrizas endotróficas en las que los hongos asociados han sido identificados (tabla 3, figs. 502-503). De hecho, en el reino vegetal son más comunes las micorrizas endotróficas que las ectotróficas.

Dentro de las micorrizas endotróficas se distinguen dos tipos principales: unas formadas por hon-

gos con hifas septadas en Ericales, orquidáceas, gencianáceas y otras famiiias de angiospermas, y en algunas pteridofitas y briofitas; otras formadas por hongos ficomicetes con hifas aseptadas, muy comunes en angiospermas, gimnospermas distantes de las pináceas, pteridofitas y briofitas.

Todos los hongos endotróficos o endofíticos de las orquídeas tienen hifas septadas y son probablemente basidiomicetes, u hongos imperfectos que tienen su estado sexual en los basidiomicetes. Muchas especies o cepas de *Rhizoctonia* (Moniliales, Agonomycetaceae), algunas de las cuales producen basidiocarpos de *Corticium* (Aphyllophorales, Corticiaceae), son endofitos de orquídeas que se vuelven verdes en estado adulto. Algunas orquídeas saprobias viven asociadas a hongos degradadores de madera bien conocidos, tales como *Armillariella*, *Fomes* y otros basidiomicetes. Parece ser la regla general en las orquídeas, que todas son saprobias cuando plántulas y algunas especies también en estado adulto, y que los hongos no sólo estimulan la germinación y el crecimiento sino que son esenciales en el abastecimiento de compuestos de carbono, ya que pueden degradar y utilizar sustancias orgánicas complejas y fuentes de carbono resistentes, tales como celulosa y lignina.

En algunos miembros de todos los grupos de plantas terrestres se han encontrado micorrizas formadas con hongos ficomicetes que presentan hifas aseptadas. En los órganos infectados las hifas penetran la corteza de las raíces y forman hifas principales en los espacios intercelulares y haustorios cortos y laterales en las células, o penetran directamente de una célula a otra. Dos estructuras se encuentran comúnmente: *a*) los arbúsculos, haustorios ramificados dicotómicamente, presentes en muchas células, que permanecen intactos durante un tiempo pero que eventualmente sufren una digestión o lisis, y *b*) las vesículas, que son hinchamientos de las hifas, por lo general colocados terminalmente, y que se forman dentro o entre las células de la planta; estas vesículas adquieren una pared celular gruesa y muchos glóbulos de grasa. Los hongos endofíticos también forman un micelio por fuera de las raíces, en el suelo, donde se diferencian largas hifas permanentes o hifas ramificadas y vesículas similares a las que se encuentran dentro de los tejidos de las raíces. Los hongos involucrados en este último tipo de asociación (micorrizas vesículo-arbusculares) han sido clasificados en el género *Endogone* y en otros géneros de Endogonales (Zygomycetes), así como en *Pythium ultimum* o una especie similar (Oomycetes, Peronosporales).

MICORRIZAS ECTOTRÓFICAS

Las micorrizas ectotróficas o ectomicorrizas se conocieron y estudiaron antes que las endotróficas debido a que son más conspicuas y fácilmente reconocibles. Los tejidos de la planta hospedante o asociada se encuentran cubiertos por un tejido seudoparenquimatoso formado por el hongo, a partir del cual parten ramas hifales, de manera centrípeta, entre las células corticales de la raíz; otras hifas se desarrollan externamente hacia el suelo circundante, ramificándose entre sus partículas. La capa seudoparenquimatosa, que aísla la raíz del suelo, comprende una parte considerable del peso total y volumen del órgano completo. En un encino, por ejemplo, dicha capa puede constituir el 40% del peso seco del sistema radicular, y ser hasta de 40 μm en grosor en raíces micorrizadas con un diámetro de 0.5-1.0 mm. Las hifas que penetran la corteza radicular forman una red, llamada red de Hartig (fig. 501), en la lámina media de las paredes celulares y en los espacios intercelulares de la corteza externa. Algunas ramas hifales llegan a penetrar en las células de la raíz, en donde son digeridas y su contenido aprovechado en el metabolismo de la planta.

Las raíces involucradas en la formación de ectomicorrizas son las más pequeñas del sistema radicular, las cuales se ramifican abundantemente para constituir un sistema que aumenta la capacidad de la planta para absorber agua y minerales del humus y de la hojarasca del suelo. Por ejemplo, las plántulas de pino micorrizadas obtienen del suelo mayores cantidades de nitrógeno, potasio y fósforo, y probablemente también ciertas sustancias orgánicas nitrogenadas a partir de los micelios relacionados con las micorrizas. La existencia de fosfatasas en la superficie de las micorrizas les permite explotar fosfatos orgánicos del suelo más eficientemente que las raíces no micorrizadas. Las ramificaciones de las micorrizas ectotróficas son generalmente racemosas, pero en los pinos pueden ser dicotómicas, con prolongaciones coraloides (figs. 498-500).

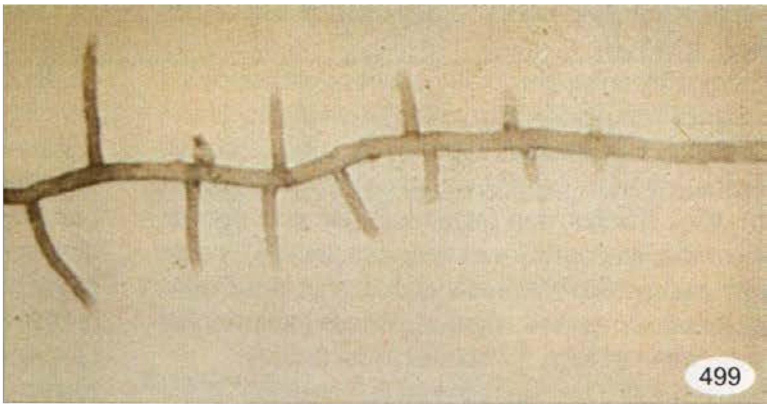
Las micorrizas ectotróficas son comunes en los bosques templados, tanto del Hemisferio Norte como del Sur. Muchas especies de pinos, cedros, abetos, encinos, castaños, álamos y eucaliptos, entre otros árboles, son formadoras de este tipo de micorrizas en condiciones naturales (tabla 3), y sólo muy excepcionalmente se encuentran desprovistas de estos órganos. Algunas plantas leguminosas tropicales también forman ectomicorrizas.

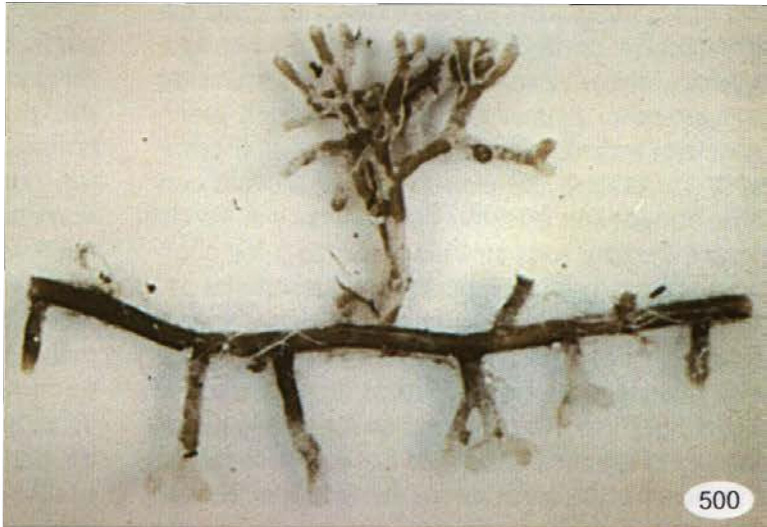
Los hongos involucrados en la formación de micorrizas ectotróficas corresponden a muchos basidiomicetes, particularmente de las familias Agaricaceae, Amanitaceae, Boletaceae y otras más entre los Agaricales, algunas de Aphyllophorales, gasteromicetes y discomicetes macroscópicos (Pezizales y Tuberales). Las plantas que se asocian con estos hongos son fotosintéticas activas y autosuficientes durante toda su vida respecto a los compuestos de carbono que necesitan. Sus semillas poseen materias de reserva y germinan más o menos fácilmente en condiciones adecuadas, y las plántulas pueden crecer desprovistas de micorrizas si el suelo es fértil. No obstante, en los suelos de los bosques el sistema radicular es casi inevitablemente invadido por las hifas de los hongos, por lo que se vuelve dependiente de estas para abastecerse

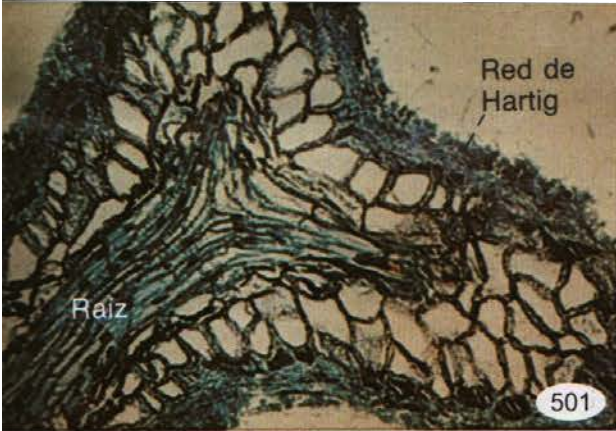
Figura 498-503. Micorrizas

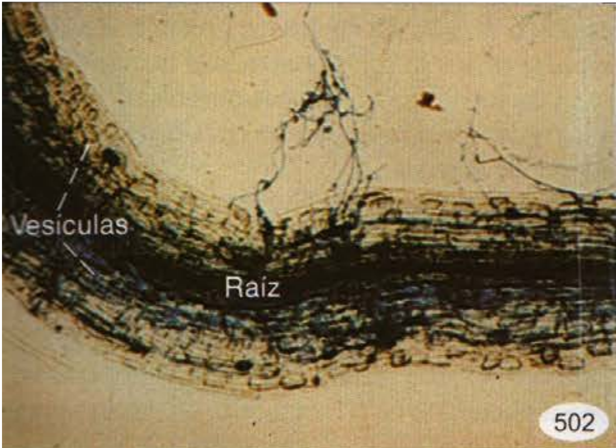
498. Plántula de pino (*Pinus hartwegii*) con ectomicorrizas, × 2. **499.** Raíz de pino (*Pinus taeda*) sin micorrizas, × 4. **500.** Raíz de pino (*P. taeda*) con micorrizas formadas con *Pisolithus* sp., × 4. **501.** Corte longitudinal de raíz de pino (*P. taeda*) mostrando el manto micorrícico y la red de Hartig, × 63. **502.** Vesículas intracelulares de las endomicorrizas formadas con *Endogone* sp., en una raíz de planta de cebolla, × 135. **503.** Una de las vesículas anteriores e hifas extrarradiculares vistas a mayor aumento, × 540.


Micorrizas
(ecto)
498


499


500


Red de
Hartig
Raíz
501


Vesículas
Raíz
502

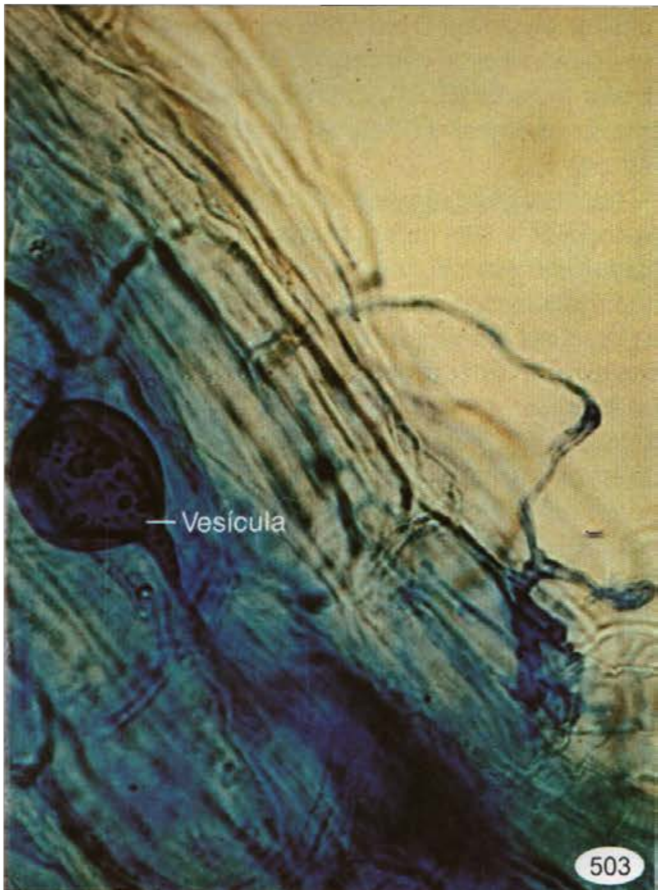

Vesícula
503

Tabla 3. *Algunas especies de hongos que forman micorrizas con diversas plantas*

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Tipo de micorriza*	*Plantas*
Oomycetes			
Peronosporales			
Pythiaceae	*Pythium ultimum*	Endotrófica	Ajo y helechos
Zygomycetes			
Endogonales			
Endogonaceae	*Endogone* spp. (fig. 502-503) *Gigaspora* spp. *Glomus* spp. *Rhizophagus* spp. *Sclerocystis* spp.	Endotrófica	Gramíneas, palmas, cebolla, leguminosas, compuestas, helechos y briofitas.
Zoopagales			
Zoopagaceae	*Acaulospora* spp.	Endotrófica	Ídem
Hyphomycetes			
Moniliales			
Agonomycetaceae	*Cenococcum graniforme*	Endotrófica	Pináceas, castaños, álamos, lechugas y muchas otras
	Rhizoctonia spp.	Endotrófica	Orquídeas, gencianáceas, helechos y briofitas
Sphaeropsidales			
Sphaeropsidaceae	*Phoma* spp. (fig. 21-22, 254-256)	Endotrófica	Ericáceas
Euascomycetes			
Discomycetidae			
Pezizales			
Helvellaceae	*Gyromytra esculenta*	Ectotrófica	Pinos y álamos
	Helvella spp. (figs. 346-347)	Ectotrófica	Encinos
Tuberales			
Tuberaceae	*Tuber* spp. (fig. 355)	Ectotrófica	Encinos y hayas
Elaphomycetaceae	*Elaphomyces* spp. (fig. 327)	Ectotrófica	Pinos y encinos
Holobasidiomycetes			
Hymenomycetidae			
Agaricales			
Amanitaceae	*Amanita* spp. (figs. 598-601, 603-607, 636-641)	Ectotrófica	Pinos, encinos, castaños, abetos, álamos y otras
Boletaceae	*Boletus* spp. (figs. 399, 611, 636, 642-643) *Suillus* spp. *Xerocomus* spp.	Ectotrófica	Ídem
Cortinariaceae	*Cortinarius* spp. (figs. 410, 602) *Inocybe* spp. (figs. 608-610)	Ectotrófica	Ídem
Hygrophoraceae	*Hygrophorus* spp. (figs. 411)	Ectotrófica	Ídem
Lepiotaceae	*Macrolepiota procera*	Ectotrófica	Ídem
Russulaceae	*Lactarius* spp. (figs. 636, 649-650) *Russula* spp. (figs. 615, 636, 656)	Ectotrófica	Ídem
Tricholomataceae	*Armillariella mellea* (fig. 38)	Endotrófica	Orquídeas

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Tipo de micorriza*	*Plantas*
	Laccaria spp. (fig. 647)	Ectotrófica	Pinos, encinos, castaños, abetos, álamos y otras
	Marasmius spp. (figs. 419-420)	Ectotrófica	Ídem
	Tricholoma spp. (fig. 418)	Ectotrófica	Ídem
Aphyllophorales			
Cantharellaceae	*Cantharellus* spp. (figs. 644-645)	Ectotrófica	Ídem
Clavariaceae	*Ramaria* spp. (figs. 421-422)	Ectotrófica	Ídem
Hydnaceae	*Hydnum* spp. (fig. 430)	Ectotrófica	Ídem
Polyporaceae	*Polyporus* spp. (figs. 441-443)	Ectotrófica	Ídem
Gasteromycetidae			
Hymenogastrales			
Hymenogastraceae	*Rhizopogon* spp.	Ectotrófica	Pináceas
Lycoperdales			
Geastraceae	*Geastrum* spp. (figs. 458-460)	Ectotrófica	Pináceas
Lycoperdaceae	*Lycoperdon* spp. (figs. 452-456)	Ectotrófica	Pinos y encinos
Phallales			
Phallaceae	*Phallus* spp. (figs. 474, 477)	Ectotrófica	Abetos, encinos y perales
Sclerodermatales			
Sclerodermataceae	*Pisolithus tinctorius* (figs. 462, 500)	Ectotrófica	Pinos, encinos y eucaliptos
	Scleroderma spp. (fig. 461)	Ectotrófica	Pinos, encinos, castaños, olmos y eucaliptos

de nutrimentos. Con frecuencia los pelos absorbentes de las raíces se pierden, de manera que la condición micorrícica es ecológicamente obligada y cuando está presente debe ser nutricionalmente significativa.

Las micorrizas se pueden establecer en cualquier período de la vida de las plantas; se desarrollan con mayor abundancia en las raíces que se extienden horizontalmente en las capas de restos orgánicos en descomposición, o en masas de musgos que viven debajo de la vegetación arbustiva y arbórea. La simbiosis micorrícica parece iniciarse como un impulso de parasitismo de parte del hongo, cuando las condiciones del medio no le son favorables, pero como los hongos micorrícicos sólo en raras ocasiones son parásitos (por ejemplo *Pythium*, *Rhizoctonia*, *Armillaria*, *Fomes*), una vez que parte de sus hifas penetran en los tejidos de las raíces se establece un equilibrio biológico y se inicia la simbiosis mutualista.

Muchas plantas pteridofitas y fanerógamas, al llegar a cierta etapa de desarrollo, tienen pocos pelos absorbentes en las raíces o estos, por causas muy diversas, desaparecen, por lo que llegan a depender de las micorrizas para su supervivencia. La llamada pipa de indio (*Monotropa uniflora*, una pirolácea), carece de clorofila, por lo que depende de la micorriza no sólo para obtener el agua y los elementos minerales del suelo, sino también sustancias orgánicas. La pipa de indio vive como saprobia en suelos ricos en humus de los bosques húmedos en muchas partes del mundo, y es capaz de prosperar en sitios poco iluminados, debajo de pinos, con casi ninguna competencia. Supuestamente el hongo también obtiene algunos beneficios de la asociación, al utilizar ciertas sustancias formadas por la planta; también al establecerse en las raíces de *Monotropa*, el hongo domina una pequeña esfera de influencia y puede competir con diversos organismos que en el suelo son numerosos, principalmente una gran variedad de otros hongos, bacterias, protozoarios, nemátodos, insectos y otros artrópodos. Como las semillas de *Monotropa*, al igual que las de las orquídeas, son casi microscópicas, y la porción viva consiste en unas cuantas células, sin un embrión organizado y sin un endospermo con alimento de reserva, estas semillas deben ser alimentadas por el hongo tan pronto como germinan.

Se han observado micorrizas bien desarrolladas en ciertas pteridofitas, como en protalos de licopodios, en los esporofitos de algunas especies de los

mismos y de las selaginelas, en protalos y esporofitos de algunas Ophioglossales, y en las raíces de los helechos del género *Cyathea* y de varios representantes del orden Marattiales. La existencia de los hongos parece tener poco o ningún efecto en los esporofitos con clorofila, pero se piensa que la germinación de las esporas de los licopodios y de ciertos Ophioglossales depende de la influencia de los micelios, además de que la presencia de estos permite vivir a los protalos carentes de clorofila debajo de la tierra.

Muchos basidiomicetes ectomicorrícicos son incapaces de producir cuerpos fructíferos cuando no están asociados a las raíces de las plantas correspondientes, además de que la germinación de las esporas de los hongos ocurre más frecuentemente en las zonas cercanas a la superficie de las raíces y no tanto en el suelo que se encuentra más alejado de las mismas.

Por lo anterior, se puede ver que las micorrizas son asociaciones de naturaleza simbiótica, comunes y ampliamente distribuidas en el reino vegetal, en las que el hongo y la planta reciben beneficios mutuos. No obstante, este delicado equilibrio biológico puede ser alterado de manera que uno de los miembros de la asociación, o ambos, sea susceptible de daño o aun de destrucción. Así, algún cambio en las condiciones ambientales o una mutación en un hongo micorrícico podría resultar en que el hongo se convirtiera en un parásito que dañara o destruyera al otro miembro, o una mutación podría resultar en que un hongo fuera incapaz de establecer una asociación micorrícica.

Varios hongos diferentes pueden formar micorrizas con las raíces de una especie determinada de árbol, y una cierta especie de hongo puede formar micorrizas con varias especies de árboles. El conocimiento de estos aspectos es importante para la realización de programas de forestación, ya que el éxito en el establecimiento de un bosque de pinos, por ejemplo, parece depender en gran parte de que los árboles tengan los hongos apropiados en sus raíces, que les ayuden a obtener su alimento del suelo. La introducción (inoculación) en el suelo de raíces micorrizadas, de humus procedente de áreas cercanas a árboles con micorrizas, o de cultivos puros del hongo apropiado, puede producir un mejor crecimiento de los árboles que se desea cultivar. Desde luego, los ajustes de las condiciones del suelo son requisitos indispensables para lograr una inoculación exitosa con micorrizas. Las medidas más comunes para el desarrollo de las micorrizas en las prácticas silviculturales incluyen fertilización, acidificación y adición de materia orgánica al suelo de los viveros de árboles.

De gran interés biológico son las múltiples e intensas relaciones de antagonismo, satelitismo y sinergismo que existen entre las plantas, los hongos micorrícicos y los microorganismos de la rizosfera, incluyendo las bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico, ya que desempeñan un papel importante en el equilibrio que hay entre microorganismos saprobios y parásitos, y repercuten en el mantenimiento o la desaparición de la simbiosis micorrícica y en la supervivencia de los organismos asociados, pero es claro que una descripción, aun breve, de estos aspectos estaría más allá del alcance del presente libro.

MICOLOGÍA APLICADA

Capítulo 12

Hongos Patógenos de Plantas

INTRODUCCIÓN

Todos los organismos vegetales, desde las algas microscópicas hasta los árboles gigantescos, pueden ser atacados en alguna etapa de su vida por un determinado tipo de hongo; los daños ocasionados varían desde leves hasta la completa destrucción y muerte de los tejidos invadidos. Así como las bacterias y los virus son los responsables de la mayoría de las enfermedades de los animales, incluyendo al hombre, los hongos destacan como las causas principales de una gran variedad de enfermedades en las plantas. Se ha calculado que más de las tres cuartas partes de las pérdidas por enfermedades de plantas se deben a los hongos. En términos de dinero las pérdidas son muy cuantiosas y frecuentemente incalculables, sobre todo cuando se trata de enfermedades de cultivos vitales para la alimentación del hombre y los animales domésticos.

Las enfermedades de las plantas causadas por hongos generalmente han sido denominadas con base en los síntomas provocados y menos frecuentemente los nombres aplicados dependen de la apariencia de las estructuras vegetativas y reproductoras de los hongos parásitos que se encuentren desarrollandose sobre las plantas. Así por ejemplo, los tizones, los marchitamientos, las pudriciones, los cánceres, las manchas foliares y la muerte regresiva, entre otras, son denominaciones que reflejan la sintomatología o el aspecto de la planta enferma; en cambio las royas, los carbones, los mildiús y las cenicillas han tomado sus nombres de la apariencia de las estructuras fúngicas mismas.

El número y la variedad de enfermedades ocasionadas en las plantas por los hongos son muy grandes pero, no obstante esta gran diversidad, los hongos parásitos que dañan a las plantas son solamente de dos tipos básicos según su biología: necrotróficos o necrótrofos y biotróficos o biótrofos. Esta separación no es taxonómica, de manera que en un mismo grupo se encuentran especies de hongos no relacionadas.

NECROTRÓFICOS

Los hongos necrotróficos matan las células del hospedante desde las etapas tempranas en el curso del parasitismo, por lo que viven y se alimentan como saprobios a partir de los tejidos muertos. Los hongos biotróficos no matan las células del hospedante; por el contrario, las células infectadas permanecen vivas y aparentemente sanas, mientras que las células vecinas comienzan a declinar. El hospedante invadido por algún hongo necrotrófico puede ser completamente destruido o, si la actividad del parásito es limitada en tiempo o en espacio, sólo parte de él puede ser afectada. Las enfermedades más comúnmente conocidas, causadas por especies de hongos necrotróficos, son las pudriciones suaves de los frutos y tubérculos, caracterizadas por la aparición de áreas acuosas, a menudo de color café, en los tejidos destruidos. Estas pudriciones pueden ocurrir en los frutos o tubérculos aún adheridos a la planta, o durante el manejo y almacenamiento posteriores a la cosecha. Los síntomas de estas enfermedades reflejan el efecto del hongo que va avanzando a través de los tejidos. Las hifas del parásito secretan enzimas y otras sustancias que al difundirse en los tejidos circundantes afectan la integridad fisiológica y física de las células constituyentes. Primero es afectada la permeabilidad de las células del hospedante, por lo que estas pierden agua y azúcares más fácilmente; después se pierde el control sobre las funciones metabólicas normales, originando también un aumento en la respiración y, posteriormente, comienzan a actuar las enzimas extracelulares del hongo, que pueden degradar los componentes de la pared celular, Las celulasas desintegran los materiales celulósicos, mientras que las enzimas pectinolíticas (pectinesterasas y poligalactu-

ronasas) destruyen la lámina media que se encuentra entre las paredes celulares ocasionando la maceración de los tejidos. Para entonces las células del hospedante han muerto resultando las lesiones típicas de las pudriciones suaves. Existe una gran variedad de enfermedades de raíces, tallos y hojas, como por ejemplo el ahogamiento de las plántulas, muy parecidas a las pudriciones suaves de los frutos y tubérculos, y todas ellas son ocasionadas por mecanismos básicamente similares al descrito, aunque los resultados, expresados en los síntomas, no son iguales.

La mayoría de las especies de hongos necrotróficos, que se encuentran por miles, son parásitos no especializados, también llamados parásitos facultativos, que generalmente tienen una amplia gama de hospedantes y que además pueden vivir como saprobios; sólo parasitan los tejidos inmaduros, viejos o dañados, pues son incapaces de vencer la resistencia de un hospedante completamente sano. En estos casos, la interacción hospedante parásito es relativamente simple.

Los hongos necrotróficos no están restringidos al modo de vida parasítico; la mayoría de ellos pueden vivir exitosamente como saprobios en el suelo o en materia orgánica en descomposición, en donde compiten con otros hongos saprobios. Esta capacidad está demostrada por la frecuencia con la que estos hongos ocurren en ausencia de plantas hospedantes, y ha sido establecido que muchas especies son hongos comunes del suelo. Cuando se encuentran en una situación parasítica, su comportamiento es también fundamentalmente saprobioico, y la única diferencia es que crean su propia materia orgánica a partir de los tejidos del hospedante, en lugar de depender de un sustrato encontrado al azar en el medio. Los hongos necrotróficos que atacan plantas son considerados como saprobios que en ciertas circunstancias se encuentran creciendo en otro hábitat. Esto está reflejado en la falta de capacidad de la mayoría de las especies para entrar a sus hospedantes por otras rutas que no sean las heridas o las aberturas naturales. Como no son parásitos especializados no han evolucionado los mecanismos que les permitan infectar los tejidos intactos de las plantas hospedantes. Como consecuencia del modo de vida necrotrófico-saprobioico, estos hongos tienen una amplia gama de plantas hospedantes; si logran penetrar en ellas y matar sus tejidos, estos generalmente proporcionan un ambiente adecuado y satisfacen sus necesidades de crecimiento y reproducción aunque las plantas hospedantes sean de muy diferentes especies.

Debido a que los hongos parásitos necrotróficos no especializados con frecuencia matan a sus hospedantes rápidamente, deben estar adaptados para producir estructuras de resistencia o de latencia después de una fase de crecimiento o, alternativamente, ser capaces de sobrevivir como saprobios en el suelo. Así, algunas especies desarrollan esporas de resistencia (oosporas, cigosporas, clamidosporas) o esclerocios, que pueden persistir en estado de latencia durante largos períodos.

NECROTRÓFICOS ESPECIALIZADOS

Por otro lado, hay hongos **necrotróficos especializados** que se comportan de manera diferente de los no especializados antes descritos, ya que generalmente tienen gamas restringidas de hospedantes y muy baja capacidad para competir como saprobios. El crecimiento saprobioico de estos hongos está confinado casi exclusivamente a los tejidos del hospedante colonizados y muertos durante la fase parasítica; no obstante, compensan estas aparentes deficiencias al poder vencer la resistencia de plantas sanas, principalmente por medio de la producción de toxinas. Estas toxinas son producidas por especies que ocasionan un marchitamiento en las plantas hospedantes. Los marchitamientos, enfermedades comunes en horticultura, son ocasionados por hongos que al penetrar por el sistema radicular desde el suelo, a menudo a través de heridas causadas por diversos vectores, pasan a los elementos vasculares de la planta y crecen dentro de ellos, impidiendo el paso normal del agua desde las raíces hacia el tallo. El follaje se va marchitando gradualmente, tanto por el bloqueo en la conducción del agua causado por el micelio del hongo parásito, como por la producción de toxinas que afectan la permeabilidad de las células de las hojas, lo que ocasiona una falta de control sobre la pérdida de agua. Entre otros factores que intervienen en la patogénesis inducida por estos hongos están el tamaño extremadamente pequeño de sus esporas, que pueden ser transportadas fácilmente dentro del xilema a otras partes de la planta donde germinan e invaden nuevos tejidos, y la producción de gomas y geles, procedentes de la degradación de la lámina media por medio de las enzimas pectinolíticas, que contribuyen a bloquear el flujo del agua en los vasos.

El síndrome del marchitamiento debido al bloqueo vascular es complejo y los intentos para entender estas enfermedades son complicados por la marcada especialización hacia sus hospedantes que tienen algunos de los hongos patógenos vasculares, mientras que otros pueden atacar a muy diversas especies de hospedantes. Por ejemplo, hay distintas cepas de *Fusarium oxysporum* que tienden a ser muy

específicas en cuanto a su patogenicidad y, aunque son idénticas morfológicamente, una cepa particular puede atacar solamente una especie de planta; estas cepas son denominadas formas especiales (f. sp.) y así existen, entre otras, *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*, que sólo ataca jitomates, y *F. oxysporum* f. sp. *lini*, que sólo parasita al lino. Por otro lado, *Verticillium dahliae* es un parásito vascular que puede infectar dalias, olivos, durazneros, jitomates y otras plantas.

BIOTRÓFICOS

En contraste con los necrotróficos, los hongos **biotróficos**, también conocidos como parásitos obligados o estrictos, obtienen sus nutrimentos solamente a partir de células vivientes. Si las células del hospedante infectado mueren, como eventualmente sucede, el hongo también muere o produce esporas que pueden ser transportadas a otros hospedantes, o bien entra en un estado de latencia, formando esporas u otras estructuras de resistencia como lo hacen algunos de los hongos necrotróficos. Los biotróficos presentan la forma más avanzada de parasitismo, ya que por lo general tienen una gama de hospedantes extremadamente restringida, a veces confinada a una sola especie de planta, incluso a una sola variedad (de la misma manera que las formas especiales de algunos de los hongos necrotróficos especializados), y la mayoría de ellos no puede vivir en ausencia de sus hospedantes o aun dentro de las células muertas de un hospedante viviente.

Existen diversos comportamientos entre los hongos parásitos biotróficos en cuanto a su posible cultivo en las condiciones artificiales de laboratorio; así *Phytophthora infestans* puede crecer en medios de cultivo con esteroles, pero en condiciones naturales vive solamente en los tejidos del hospedante o se mantiene latente en estructuras de resistencia sin desarrollarse activamente como saprobio en el suelo. Con pocas excepciones, los mildiús vellosos, las cenicillas y las royas no pueden crecer en los medios de cultivo y condiciones habituales del laboratorio, y algunos carbones pueden ser cultivados, pero sólo en su fase levaduriforme saprobioica. No obstante, la característica que todos los hongos biotróficos comparten es que no pueden crecer como saprobios en competencia con otros microorganismos y por tanto están completamente restringidos a su papel de parásitos en condiciones naturales.

En la mayoría de las enfermedades causadas por hongos biotróficos existe un cierto grado de equilibrio entre el hospedante y el parásito (parasitismo equilibrado) que les permite a las células del primero permanecer vivas durante períodos relativamente largos, a pesar de estar siendo explotadas por el hongo. Esta relación hospedante-parásito obligado es muy compleja y se considera que es el resultado de una larga evolución conjunta. A diferencia de los hongos necrotróficos, los biotróficos son capaces de entrar en sus hospedantes directamente a través de superficies intactas o por medio de las aberturas naturales, por ejemplo los estomas en las hojas o las lenticelas en los tallos. Estos hongos desarrollan apresorios e hifas infectivas para penetrar en el hospedante, utilizando una combinación de enzimas y fuerzas mecánicas, y se diseminan de una célula a otra por medio de hifas colonizadoras, de las que se originan los haustorios que atraviesan las paredes celulares e invaginan las membranas plasmáticas para absorber sus alimentos. A la presencia de estos mecanismos de penetración e invasión se debe en parte el hecho de que los hongos sean más numerosos e importantes que las bacterias como parásitos de plantas.

Las enfermedades causadas por los hongos biotróficos, particularmente las royas, los carbones y los mildiús pulverulentos o cenicillas de los cereales, son de las más importantes en la agricultura, aunque no causen una destrucción masiva de los cultivos. Las plantas atacadas por estos hongos no mueren rápidamente como sucede cuando los hongos parásitos involucrados son necrotróficos, pero exhiben síntomas de deficiencias alimentarias crónicas. Por ejemplo, en el caso de una planta atacada por una roya, el hongo está restringido a las hojas donde desarrolla las pústulas características. Dentro de los tejidos de la hoja, tanto en las pústulas como alrededor de ellas, el parásito penetra en las células por medio de haustorios, invaginando la membrana plasmática, sin romperla, y establece puentes vivientes por donde absorbe los nutrimentos, de manera que las hifas del parásito nunca penetran en el citoplasma de las células del hospedante. En algunas infecciones biotróficas, como las de los mildiús pulverulentos, el hongo se desarrolla casi completamente en la superficie del hospedante, e invade las células epidérmicas por medio de haustorios que se originan por ramificación del micelio que se encuentra entre las paredes celulares o en los espacios intercelulares.

Los hongos biotróficos aprovechan el metabolismo de las plantas parasitadas para satisfacer sus propias demandas, por lo que ciertas partes de dichas plantas sufren deficiencias en el suministro de carbohidratos; por ejemplo, en el caso de los cereales, esto se manifiesta en una menor producción de granos. En las royas de los cereales, el hongo sólo se establece en los tallos y las hojas, sin infectar los granos

Figuras 504-511. Hongos patógenos de plantas

504. Tizón tardío de la papa en cultivo, causado por *Phytophthora infestans* (Oomycetes). Nótese a la derecha el cultivo de una variedad de papa resistente al hongo. **505.** Marchitez seca del maguey, causada por *Fusarium tricinctum* y *Verticillium* sp. (Hyphomycetes). **506.** Pudrición blanda del limón (izquierda) y de la naranja (derecha), causada por *Penicillium italicum* (Hyphomycetes). Nótense las colonias aterciopeladas del hongo, × l. **507.** Antracnosis del frijol, causada por *Colletotrichum lindemuthianum* (Coelomycetes). Las manchas en las vainas corresponden a los acérvulos del hongo y a las lesiones que este causa, × 1. **508.** Roya del malvón, debida a *Puccinia malvacearum* (Heterobasidiomycetes). Las pústulas de color rojo óxido en el envés de la hoja corresponden a los uredios del hongo, x 1. **509.** Roya del maíz, causada por *P. sorghi* (Heterobasidiomycetes). Las manchas y pústulas en el haz de la hoja corresponden a los uredios y telios del hongo, × l. **510-511.** Carbón del maíz (cuitlacoche), causado por *Ustilago maydis* (Heterobasidiomycetes). Los soros en las mazorcas contienen masas de teliosporas del hongo, × 0.3.


504


508


505


509


506


507


510


511

en las espigas, pero el efecto perjudicial se manifiesta en una menor producción de granos debido a que el parásito interfiere en el abastecimiento de nutrimentos para su desarrollo. En muchas enfermedades causadas por hongos biotróficos los efectos dañinos en el rendimiento de los cultivos son más directos; así, en los carbones de los cereales los granos sí son destruidos, además de afectar tallos y hojas. Similarmente, en los mildiús vellosos de plantas como la col, donde el follaje constituye la parte cosechable, y en algunas enfermedades de los tubérculos de papa, se da una destrucción directa de los tejidos utilizados como alimento por el hombre.

En varias de las infecciones causadas por hongos biotróficos, el órgano atacado es transformado en un centro de crecimiento anormal que incluye una división celular exacerbada (hiperplasia) y un aumento considerable en el tamaño de las células (hipertrofia). Esto se debe a la acumulación de altos niveles de hormonas (auxinas y giberelinas producidas por la planta misma o por el hongo) dentro de los tejidos del hospedante que alteran el equilibrio hormonal necesario para que las plantas se desarrollen normalmente. Cuando se presenta este efecto la planta crece más de lo normal y se vuelve más débil y caediza, o puede desarrollar deformidades o monstruosidades en raíces, tallos u hojas. Hay que hacer notar que, aunque la modificación del equilibrio hormonal puede ser producida por hongos parásitos biotróficos, esta no es una característica exclusiva de ellos; muchos hongos necrotróficos también son capaces de provocar los efectos descritos.

Existen miles de especies de hongos patógenos de plantas que, además de innecesario, sería imposible mencionar aquí. En lugar de ello, y con objeto de condensar y hacer más accesible e ilustrativa la información, se ha elaborado la tabla 4 en que se ha incluido un buen número de especies de hongos que ocasionan diversos padecimientos en algunas de las plantas superiores de mayor importancia para el hombre y los animales. En dicha tabla, los hongos seleccionados están enlistados en el mismo orden taxonómico seguido en este libro, y se ha registrado el tipo de parásito de que se trata (necrotrófico, necrotrófico especializado o biotrófico), así como el nombre común de la enfermedad que ocasionan y los principales órganos de la planta que afectan. Las especies de hongos patógenos han sido seleccionadas para presentar un panorama general de la extensa gama de enfermedades que estos organismos pueden causar en algunas de las plantas de mayor importancia agrícola, hortícola, forestal e industrial. En las figs. 504-511 se han ilustrado varias de las enfermedades incluidas en la tabla 4, en la cual también se indican los números de otras figuras correspondientes a las mismas especies de hongos parásitos, o a otras relacionadas, que están consideradas en capítulos anteriores de este libro, al tratar varios aspectos de su biología, además de su patogenicidad.

Tabla 4. *Especies de hongos patógenos de plantas superiores de importancia económica*

Clase / Subclase / Orden / Familia	*Especie*	*Tipo de parásito*	*Enfermedad que causa*
Plasmodiophoromycetes			
Plasmodiophorales			
Plasmodiophoraceae	*Plasmodiophora brassicae* (figs. 86-87)	Biotrófico	Hernia de las raíces de la col, del nabo y de otras crucíferas
	Spongospora subterranea	Biotrófico	Sarna o roña pulverulenta de los tubérculos de la papa
Chytridiomycetes			
Chytridiales			
Olpidiaceae	*Olpidium brassicae*	Necrotrófico	Pudrición de las raíces de la col y del lino
Synchytriaceae	*Synchytrium endobioticum* (fig. 88)	Biotrófico	Verruga negra de los tubérculos de la papa
Physodermataceae	*Physoderma maydis*	Biotrófico	Mancha parda o morena del follaje del maíz
	Urophlyctis alfalfae	Biotrófico	Verruga en corona de la raíz de la alfalfa
Oomycetes			
Peronosporales			
Pythiaceae	*Phytophthora infestans* (figs. 102, 504)	Biotrófico	Tizón tardío del follaje y de los tubérculos de la papa, y del follaje y de los frutos del jitomate.

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Tipo de parásito*	*Enfermedad que causa*
	Ph. capsici	Necrotrófico	Tizón del follaje y de los frutos de diversas variedades de chiles.
	Ph. cinnamomi	Necrotrófico especializado	Pudrición de las raíces y del follaje del eucalipto, del canelero, del aguacatero, del cacao y de otras muchas especies de hospedantes.
	Pythium debaryanum	Necrotrófico	Ahogamiento de las plántulas de la papa, del jitomate, del chícharo, del maíz, de la caña de azúcar y de docenas más de especies de hospedantes.
Peronosporaceae	*Peronospora cubensis*	Biotrófico	Mildiú velloso del follaje del melón, del pepino y de otras cucurbitáceas.
	P. destructor	Biotrófico	Mildiú velloso de los bulbos de la cebolla y del ajo.
	Plasmopara viticola (fig. 103)	Biotrófico	Mildiú velloso del follaje y de los frutos de la vid.
	Sclerospora graminicola	Biotrófico	Mildiú velloso del follaje del maíz, de la caña de azúcar y de otras gramíneas.
Albuginaceae	*Albugo candida* (figs. 111-112)	Biotrófico	Roya blanca del follaje de la col, del rábano y de otras crucíferas.
Zygomycetes Mucorales			
Mucoraceae	*Mucor racemosus* (figs. 123-128)	Necrotrófico	Pudrición suave de las raíces del camote.
	Rhizopus nigricans (figs. 113, 142-143)	Necrotrófico	Pudrición húmeda de los frutos de la fresa, del plátano y de otras frutas, y de las raíces del camote.
Choanephoraceae	*Choanephora cucurbitarum* (figs. 157-158)	Necrotrófico	Pudrición suave de los frutos de la calabaza y de otras cucurbitáceas.
Hyphomycetes Moniliales			
Agonomycetaceae	*Rhizoctonia solani*	Necrotrófico	Pudrición de las raíces de la papa y ahogamiento de las plántulas de una gran cantidad de plantas hortícolas y ornamentales.
	Sclerotium rolfsii (fig. 185)	Necrotrófico	Tizón o pudrición de la corona de cientos de especies hortícolas y ornamentales.
Moniliaceae	*Aspergillus flavus* (figs. 186, 557-579). *A. parasiticus* (fig. 580). *A. ochraceus* (figs. 187, 581-582). *A. niger* (figs. 577, 702). *A. glaucus* (fig. 577).	Necrotróficos	Pudrición de gran variedad de granos y semillas (hongos de granos almacenados; mohos toxígenos).
	Botrytis cinerea (fig. 192)	Necrotrófico	Pudrición de los frutos de la vid, de la fresa y de muchas otras plantas, y pudrición de las flores de cientos de plantas ornamentales.
	B. fabae	Necrotrófico especializado	Pudrición del follaje del haba

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Tipo de parásito*	*Enfermedad que causa*
	Penicillium islandicum (figs. 583-584). *P. citrinum* (figs. 585-586).	Necrotróficos	Pudrición de gran variedad de granos y semillas (hongos de granos almacenados; mohos toxígenos).
	P. italicum (figs. 199, 506)	Necrotrófico	Pudrición suave de frutos cítricos.
	Phymatotrichopsis omnivora	Necrotrófico	Pudrición de las raíces del algodonero, del nogal y de cientos de hospedantes diferentes.
	Rhynchosporium secalis	Necrotrófico	Escaldadura de las hojas del centeno, de la cebada y de muchas otras plantas.
	Verticillium albo-atrum	Necrotrófico	Marchitamiento del algodonero, del crisantemo y de muchas otras plantas.
	V. dahliae	Necrotrófico	Marchitamiento de la dalia, del jitomate, de la papa, del duraznero y de muchas otras plantas.
Dematiaceae	*Alternaria solani*	Necrotrófico	Tizón temprano del follaje y los tubérculos de la papa, y del follaje y los frutos del jitomate.
	Bipolaris (= *Helminthosporium*) *maydis* (fig. 222).	Necrotrófico especializado	Tizón del tomate del maíz.
	Cercospora apii	Necrotrófico	Mancha foliar del apio.
Tuberculariaceae	*Fusarium solani* (fig. 243)	Necrotrófico	Marchitamiento de las plantas de papa, de jitomate y de otras solanáceas
	F. oxysporum	Necrotrófico especializado	Marchitamiento de las plantas de diversas especies, según la forma especial (f. sp.) del hongo.
	F. oxysporum f. sp. *musae*		Marchitamiento del plátano.
	F. oxysporum f. sp. *lini*		Marchitamiento del lino.
	F. oxysporum f. sp. *lycopersici*		Marchitamiento del jitomate.
	F. tricinctum (fig. 505)	Necrotrófico	Marchitamiento del maguey
Coelomycetes Melanconiales Melanconiaceae	*Colletotrichum gloeosporioides* (fig. 250)	Necrotrófico	Antracnosis del naranjo, del limonero, del aguacatero y de cientos de plantas más.
	C. circinans (figs. 251- 252)	Necrotrófico	Antracnosis de la cebolla, del frijol y de otras plantas.
	C. lindemuthianum (fig. 507)	Necrotrófico	Antracnosis del frijol.
	Pestalotia pezizoides (fig. 253)	Necrotrófico	Necrosis del follaje del pino, de la vid, de la azalea y de otra gran cantidad de plantas.
Sphaeropsidales Sphaeropsidaceae	*Diplodia mutila*	Necrotrófico	Necrosis o muerte regresiva de los tallos y ramas del manzano, del peral, del jitomate, del pino, del álamo, de la vid, del maíz y de muchas otras plantas.
	Phoma pomorum (fig. 255)	Necrotrófico	Manchas necróticas de los frutos del manzano, del membrillo y de otras rosáceas.
	Phoma spp. (figs. 254-256)	Necrotrófico	Necrosis de crucíferas y de muchas otras plantas.

Clase Subclase Orden Familia	Especie	Tipo de parásito	Enfermedad que causa
	Septoria apii	Necrotrófico	Tizón del follaje del apio.
Zythiaceae	*Zythia fragariae*	Necrotrófico	Pudrición de los tallos de la fresa.
Hemiascomycetes			
Taphrinales			
Taphrinceae	*Taphrina deformans*	Biotrófico	Enrollamiento de las hojas del duraznero y del almendro.
	T. pruni (fig. 271)	Biotrófico	Ampollas de las ciruelas
Euascomycetes			
Plectomycetidae			
Microascales			
Ophiostomataceae	*Ceratocystis ulmi*	Necrotrófico especializado	Marchitamiento del olmo (enfermedad del olmo holandés)
	C. fimbriata (figs. 282-283)	Necrotrófico	Pudrición negra de las raíces del camote
Pyrenomycetidae			
Erysiphales			
Erysiphaceae	*Erysiphe graminis* (figs. 284-285)	Biotrófico	Mildiú pulverulento o cenicilla del follaje del trigo, del maíz y de otras gramíneas, según la forma especial del hongo.
	E. graminis f. sp. *hordeum*	Biotrófico	Mildiú pulverulento de la cebada.
	E. polygoni		Mildiú pulverulento de cerca de 200 especies de plantas, incluyendo hortícolas y ornamentales.
	Phyllactinia corylea (fig. 287)	Biotrófico	Mildiú pulverulento del avellano, del castaño, del encino, del rosal y de muchas otras plantas.
	Uncinula necator	Biotrófico	Mildiú pulverulento o cenicilla del follaje y de los frutos de la vid.
	U. macrospora (fig. 288)	Biotrófico	Cenicilla del follaje del olmo.
Hypocreales			
Hypocreaceae	*Gibberella zeae*	Necrotrófico	Pudrición roja de las raíces, del follaje y de las mazorcas del maíz.
	G. fujikuroi	Necrotrófico	Pudrición roja o rosada de las raíces, de los tallos y de los granos del arroz (bakanae), del maíz, del sorgo y de la caña de azúcar.
	Nectria cinnabarina (figs. 274-249)	Necrotrófico	Pudrición de tallos y ramas del ciruelo, del manzano, del peral, del maple y de muchos otros árboles frutales y ornamentales.
Clavicipitales			
Clavicipitaceae	*Claviceps purpurea* (figs. 311, 314-320)	Biotrófico	Cornezuelo (ergot) de las espigas del centeno, del trigo y de otras gramíneas.
	C. gigantea (figs. 321-322)	Biotrófico	Diente de caballo de las mazorcas del maíz.
Heterobasidiomycetes			
Uredinales			
Pucciniaceae	*Hemileia vastatrix*	Biotrófico	Roya del follaje del cafeto.
	Gymnosporangium clavipes (fig. 366)	Biotrófico	Roya del tejocote.
	G. juniperi-virginianae	Biotrófico	Roya del manzano y del enebro.
	Puccinia graminis	Biotrófico	Roya del tallo y del follaje de diversas gramíneas, según la forma especial o subespecie del hongo.

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Tipo de parásito*	*Enfermedad que causa*
	P. graminis tritici (figs. 365, 367-372)		Roya del trigo.
	P. graminis avenae		Roya de la avena.
	P. sorghi (fig. 509)	Biotrófico	Roya del follaje del maíz.
	P. malvacearum (fig. 508)	Biotrófico	Roya de las hojas del malvón.
	Uromyces phaseoli (fig. 373)	Biotrófico	Roya del frijol.
	U. fabae (fig. 374)	Biotrófico	Roya del haba.
Melampsoraceae	*Cronartium ribicola* (figs. 376-377)	Biotrófico	Roya del pino blanco y de la planta de grosella
Ustilaginales			
Ustilaginaceae	*Ustilago maydis* (figs. 378, 380-381, 510-511)	Biotrófico	Carbón del maíz (cuitlacoche)
	U. hordei (fig. 379)	Biotrófico	Carbón descubierto de la cebada.
	U. nuda (fig. 382)	Biotrófico	Carbón descubierto del trigo y de la cebada.
	U. scitaminea	Biotrófico	Carbón de la caña de azúcar.
Tilletiaceae	*Tilletia caries*, *T. foetida*	Biotróficos	Carbón cubierto o apestoso del trigo.
Holobasidiomycetes			
Hymenomycetidae			
Agaricales			
Tricholomataceae	*Armillariella mellea* (fig. 38)	Necrotrófico	Pudrición de las raíces del encino, del almendro, de los cítricos, del duraznero y de otra gran variedad de árboles y arbustros.
	Marasmius perniciosus	Necrotrófico	Escoba de brujas del cacao.
	M. plicatus	Necrotrófico	Pudrición de las raíces de la caña de azúcar.
	M. stenophyllus	Necrotrófico	Pudrición (tizón) de las raíces del platanero.
	M. equicrinis	Necrotrófico	Pudrición (tizón pelo de caballo) de los arbustos del té y de otras plantas tropicales.
Aphyllophorales			
Corticiaceae	*Corticium salmonicolor*	Necrotrófico	Pudrición (enfermedad rosada) del hule, del té, del cafeto, del cacao, de la quina y de los cítricos.
Stereaceae	*Stereum gausapatum*	Necrotrófico	Pudrición de los tallos del encino.
	S. purpureum	Necrotrófico	Pudrición (hoja plateada) del ciruelo, del manzano, del álamo, del sauce y de otros árboles.
Polyporaceae	*Fomes igniarius*	Necrotrófico	Pudrición de los tallos de los álamos, de los abedules y de otros árboles.
	Ganoderma applanatum	Necrotrófico	Pudrición de los tallos del arce, del haya, del castaño y de algunas coníferas.
	Heterobasidion (= *Fomes*) *annosum* (fig. 437)	Necrotrófico	Pudrición de las raíces y de los tallos de los pinos y de otras coníferas.

Capítulo 13

Hongos Patógenos de Animales

INTRODUCCIÓN

Así como los organismos vegetales, desde las algas unicelulares hasta las plantas superiores, pueden ser afectados por hongos patógenos, también los organismos animales, desde los protozoarios hasta los vertebrados, pueden servir de hospedantes para el crecimiento parasítico de diversos tipos de hongos.

Cuando un hongo parásito induce algún grado de enfermedad en su hospedante, como casi siempre ocurre, se considera patógeno. Por otro lado, un hongo puede ser patógeno sin ser parásito, como sucede con los envenenamientos provocados por la ingestión de toxinas fúngicas o de los hongos tóxicos mismos (tratados en el capítulo Hongos tóxicos: micotoxinas, micotoxicosis y micetismos), y con algunas respuestas alérgicas que originan las esporas de varios hongos en individuos sensibilizados (incluidos en el capítulo de Hongos patógenos del hombre).

INFECCIONES MICÓTICAS DE INVERTEBRADOS

Algunos hongos son endoparásitos o depredadores especializados de protozoarios, particularmente amebas del suelo, y de nemátodos. Ciertas especies atrapan y consumen rotíferos, y otras más ocasionan enfermedades comunes en insectos y otros invertebrados (moluscos, crustáceos, miriápodos, tardígrados y arácnidos). *Sirolpidium zoophthorum*, del orden Lagenidiales y de la familia Sirolpidiaceae, por ejemplo, es de importancia económica porque parasita larvas de ostiones y almejas de los géneros *Crassostrea* y *Veneris*, respectivamente. *Dermocystidum marinum* (= *Labyrinthula marina*), cuya posición taxonómica es aberrante, pues ha sido clasificado entre los hongos tanto en Chytridiales como en Saprolegniales, e incluso entre los protozoarios (en el orden Labyrinthulales), también es importante porque causa grandes estragos en las poblaciones de ostras. En la tabla 5 se incluyen algunos ejemplos de hongos, pertenecientes a diferentes grupos taxonómicos, que atacan animales invertebrados. Estos hongos, en su mayoría, están poco estudiados y muchos aún son desconocidos.

Las principales presas de los hongos depredadores (la mayoría de estos pertenecientes a los Zoopagales de los Zygomycetes, y a los Moniliales de los Hyphomycetes) son protozoarios, especialmente amebas, y nemátodos. Unas pocas especies depredan rotíferos. Todos estos hongos depredadores capturan a sus víctimas vivas y se alimentan de sus cuerpos mientras estas están muriendo o después de que han muerto. Los Moniliales que capturan nemátodos presentan interesantes mecanismos y adaptaciones morfológicas que varían desde ramas hifales, redes o botones adhesivos, hasta anillos constreñibles; estos mecanismos ya han sido descritos en la discusión del orden Moniliales en el capítulo sobre Deuteromycotina. Además de los hongos depredadores, hay muchas especies de Zoopagales y Moniliales endoparásitas, casi siempre de protozoarios o de nemátodos. Algunos Chytridiales, Blastocladiales, Lagenidiales y Peronosporales también han adoptado este modo de vida.

Los hongos parásitos de insectos pertenecen a muy diversos grupos de hongos verdaderos, por lo que el modo de vida parasítico parece haberse originado independientemente en estos diferentes grupos, aunque en algunos de ellos se presenta un considerable grado de especialización en el parasitismo, como en los Laboulbeniomycetes (aproximadamente 1 500 especies de hongos ectoparásitos), los Entomophthorales, la gran mayoría de las especies de *Cordyceps* y todas las de *Septobasidium* (estos tres últimos son endoparásitos). Las enfermedades fungosas de insectos son comunes, y en ocasiones lo suficientemente severas como para causar epizootias que lle-

Tabla 5. *Algunas especies de hongos que atacan a animales invertebrados*

Clase / *Subclase* / *Orden* / *Familia*	*Hospedantes* — *Protozoarios (principalmente amebas) y rotíferos*	*Nemátodos*	*Insectos*
Plasmodiophoromycetes			
Plasmodiophorales			
Plasmodiophoraceae	*Woronina elegans*		
Chytridiomycetes			
Chytridiales			
Olpidiaceae	*Nucleophaga hypertrophica*		
	Olpidium macrosporum		
	Sphaerita endogena		
Phlyctidiaceae	*Rhizophidium amoebae*	*Rh. Vermicola*	
Chytridiaceae	*Endochytrium operculatum*		
Blastocladiales			
Coelomomycetaceae			*Coelomomyces anophelesica*
			C. psorophorae
Catenariaceae	*Catenaria anguillulae*	*C. anguillulae*	*C. anguillulae*
Oomycetes			
Saprolegniales			
Saprolegniaceae	*Sommerstorffia spinosa*		
Lagenidiales			
Lagenidiaceae	*Myzocytium zoophthorum*	*M. vermicolum*	*Lagenidium giganteum*
Peronosporales			
Pythiaceae	*Zoophagus insidians*	*Pythium anguillulae*	
	Z. tentaculum		
Zygomycetes			
Mucorales			
Mucoraceae			*Mucor hiemalis* (figs. 118-122)
Entomophthorales			
Entomophthoraceae			*Entomophthora aquatica*
			E. coronata
			E. muscae (fig. 174)
			Massospora tipulae
Zoopagales			
Zoopagaceae	*Acaulopage acanthospora*		
	Cystopage sacciformis	*C. intercalaris*	
	Zoopage mitospora		
Cochlonemaceae	*Bdellospora helicoides*		
	Cochlonema dolichosporum		
	Endocochlus asteroides	*Euryancale marispora*	
Hyphomycetes			
Moniliales			
Moniliaceae		*Arthrobotrys conoides* (figs. 205-208)	
		A. dactyloides (figs. 209-212)	
		A. oligospora (figs. 213-216)	
		Dactylaria candida	
		Dactylella lobata	
		Harposporium anguillulae	

Clase Subclase Orden Familia	Hospedantes Protozoarios (principalmente amebas) y rotíferos	 Nemátodos	 Insectos
		(figs. 217-219)	
		Verticillium obovatus	
			Aspergillus flavus (figs. 186, 577, 579)
			Beauveria bassiana
			Metarhizium anisopliae
			Paecilomyces farinosus
			Trichothecium acridiorum
Euascomycetes			
Pyrenomycetidae			
Clavicipitales			
Clavicipitaceae			*Cordyceps melolonthae* (fig. 328)
			C. militaris (figs. 324-326)
			C. stylophora (figs. 329-331)
Laboulbeniomycetes			
Laboulbeniales			
Laboulbeniaceae			*Laboulbenia elongata* (fig. 356)
			Herpomyces stylopygae
Heterobasidiomycetes			
Tremellales			
Septobasidiaceae			*Septobasidium hurtii*
			Uredinella sp.

gan a eliminar casi completamente una población de insectos en un hábitat determinado.

Es de interés comentar, como un hecho de importancia histórica en el campo de las enfermedades infecciosas, que en 1835 Bassi demostró que un hifomicete, hoy denominado *Beauveria bassiana*, era el responsable de una enfermedad conocida como muscardina de los gusanos de seda. Esta enfermedad de un insecto causada por un hongo fue la primera demostración de un microorganismo como agente causal de una enfermedad, precediendo por muchos años los trabajos clásicos de Koch y Pasteur sobre las causas microbianas de las enfermedades. Posteriormente, *Beauveria* ha sido encontrada como un habitante común del suelo, patógeno en muchos insectos, particularmente escarabajos.

INFECCIONES MICÓTICAS DE VERTEBRADOS

Las infecciones micóticas (**micosis**) de los animales vertebrados se clasifican, igual que las micosis humanas, con base en la profundidad anatómica de la invasión, en superficiales, cutáneas, subcutáneas y sistémicas (tabla 6). Desde el punto de vista ecológico, las infecciones micóticas de los animales también se distinguen, como las del hombre, en micosis **endógenas** (como la candidiasis) y **exógenas** (el resto de las micosis incluidas), según resulten de la infección por patógenos que se originen dentro o fuera del hospedante, respectivamente. En la tabla 7 se presentan, en orden taxonómico, algunas de las más importantes especies de hongos que atacan animales vertebrados (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos), particularmente mamíferos, tanto silvestres como domésticos, y las micosis que producen. Las figs. 512-526 y 532-535 muestran varias de estas micosis; las figs. 527-531 corresponden a la patología inducida por las aflatoxinas del moniliáceo *Aspergillus flavus* (micotoxicosis).

Considerando que las micosis de los animales superiores son muy semejantes a las micosis humanas, en cuanto a etiología, métodos de diagnóstico, patología, epidemiología y terapia, aspectos que son trata-

Figuras 512-518. Hongos patógenos de animales. Todas las especies de hongos incluidas son Hyphomycetes, excepto *Rhinosporidium seeberi*, que es de clasificación incierta (posiblemente sea de los Chytridiomycetes).

512-515. Micosis cutáneas.

512. Tiña del cuerpo (dermatofitosis) en un becerro, causada por *Trichophyton verrucosum*. **513.** Lesión en el párpado de un bovino, causada por *T. verrucosum*. **514.** Tiña del cuerpo en un caballo, causada por *T. equinum*. **515.** Dermatitis mixta en la cabeza de un perro, causada por *Microsporum gypseum* y *Demodex canis* (este último es un ácaro).

516-518. Micosis subcutáneas.

516. Esporotricosis nasal en un perro, causada por *Sporothrix schenckii*. **517.** Rinosporidiosis ocular en un bovino, causada por *Rh. seeberi*. **518.** Corte histológico de la membrana nictitante del mismo bovino, afectada por *Rh. seeberi*, mostrando los esporangios del hongo, × 200.

Figuras 519-526. Hongos patógenos de animales. Todas las especies incluidas pertenecen a los Hyphomycetes.

519-521. Micosis subcutáneas.

519-520. Cromomicosis en la pata de un perro, causada por *Phialophora* sp. **521.** Corte histológico de la lesión en la pata del mismo perro, que muestra las células fumagoides de *Phialophora* sp. (flecha), × 1 000.

522-526. Micosis sistémicas.

522. Huevo de gallina infectado por *Aspergillus fumigatus*; en et interior se nota el micelio del hongo parásito. **523.** Coccidioidomicosis en un ganglio linfático de cerdo, causada por *Coccidioides immitis*. **524.** Corte histológico del ganglio anterior, mostrando la esférula de *C. immitis*, × 300. **525.** Feto de un bovino, abortado debido a la infección causada por *A. fumigatus*. **526.** Colonia de *A. fumigatus*, creciendo en agar a partir de un trozo de placenta de bovino infectada por este hongo, × 2.

Figuras 527-535. Hongos patógenos de animales.

527-531. Aflatoxicosis, causadas por las toxinas (aflatoxinas) de *Aspergillus flavus* (Hyphomycetes).

527. Molleja de pollo erosionada, × 2. **528.** Hemorragias en músculos esqueléticos de pollo, × 0.3. **529.** Hemorragias en hígado de pollo. **530.** Bovino afectado por aflatoxicosis, que muestra el abdomen aumentado de volumen debido a la acumulación de líquidos en la cavidad abdominal. **531.** Contenido estomacal hemorrágico de fetos de bovinos abortados por aflatoxicosis. Nótese en el tubo central el contenido estomacal de un animal sano.

532-535. Actinomicosis, enfermedades causadas por Actinomycetes.

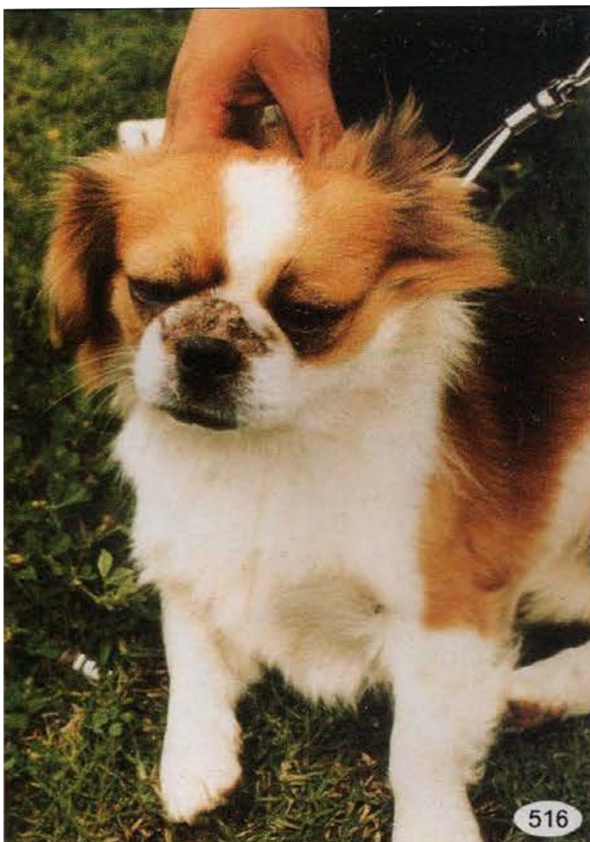
532-533. Dermatofilosis cutánea en bovinos, causada por *Dermatophilus congolensis*. **534.** Dermatofilosis cutánea, de tipo grave, en bovinos, causada por *D. congolensis*; se observan trozos desprendidos de piel con pelo, × 0.5. **535.** Lesión en la lana de un borrego (“lana de madera”), causada por la misma especie de actinomicete, × 1.


512

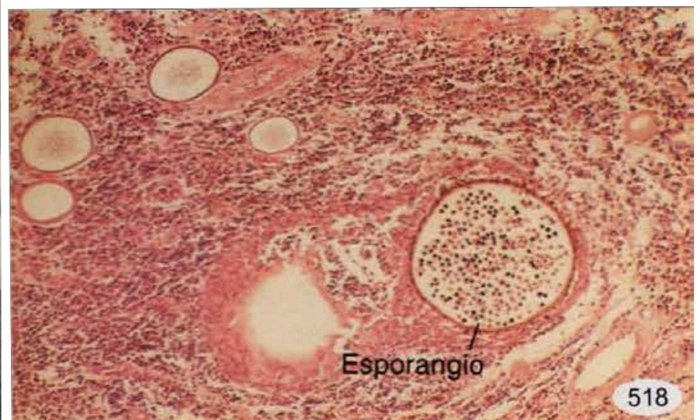

513


514


515


516

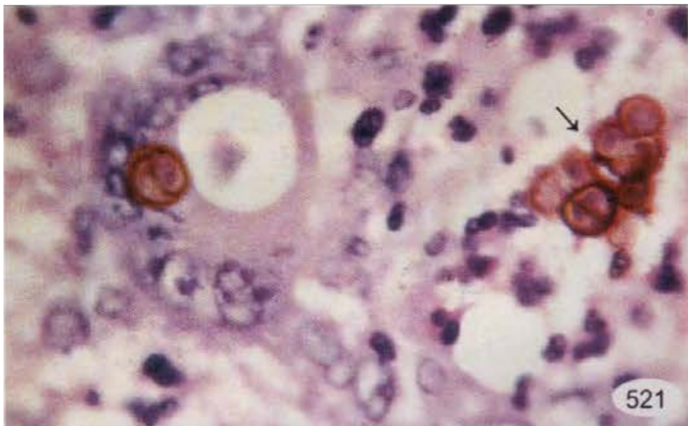

517



518

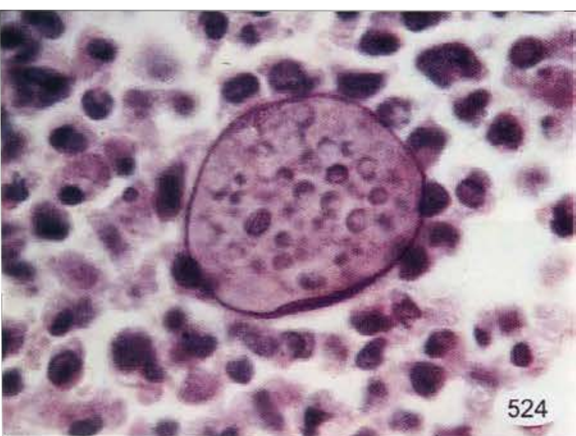

519


520


521


522


523


524

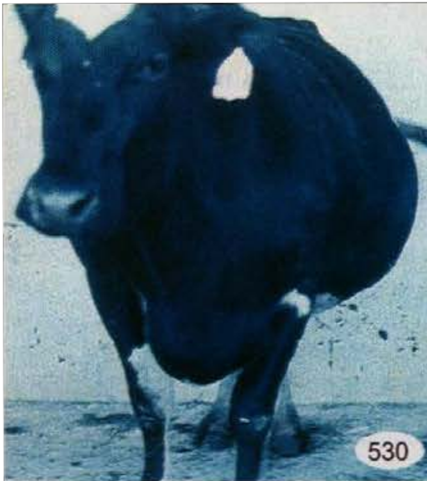

525

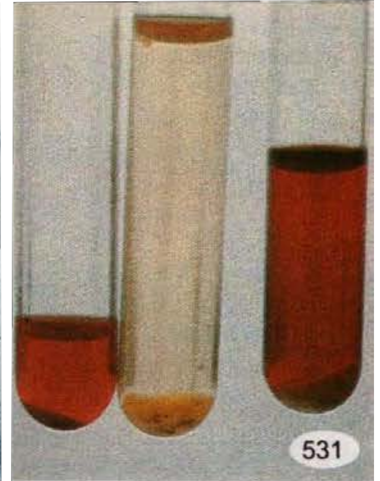

526


527


528


529


530


531


532


533


534


535

dos con mayor detalle en el capítulo siguiente (Hongos patógenos del hombre), a continuación sólo se presentan algunos comentarios generales acerca de las infecciones micóticas de los animales vertebrados y algunas de las diferencias que pueden ser notadas con respecto a las micosis humanas.

MICOSIS SUPERFICIALES

En los animales vertebrados no han sido encontradas ni la tiña negra ni la pitiriasis versicolor, que sí aparecen en el hombre. La piedra negra es una infección de los ejes de los pelos, comúnmente encontrada en monos y otros primates de África y Asia; el agente causal es el ascomicete *Piedraia hortai*. La piedra blanca también es una infección de los pelos debida a la levadura imperfecta *Trichosporon cutaneum* (= *T. beigelii*), que puede presentarse en diversos animales domésticos, especialmente en los caballos. Ambas piedras no son enfermedades peligrosas pero pueden resultar molestas.

MICOSIS CUTÁNEAS

A este grupo pertenecen las dermatofitosis o tiñas, que son enfermedades causadas por varias especies zoofílicas de *Microsporum* y *Trichophyton*, hifomicetes conocidos como dermatofitos y que se caracterizan por vivir solamente en la queratina del estrato córneo de la piel, las uñas y el pelo. Estos organismos no son invasivos, no pueden sobrevivir en tejidos vivos ni en áreas de inflamación intensa, y son típicamente queratolíticos. Las tiñas han sido reportadas en todas las especies de animales domésticos, en muchos de los cuales llegan a alcanzar proporciones epidémicas, particularmente en los animales que viven en granjas de las regiones cálido-húmedas. Además, algunas de las tiñas del hombre se adquieren de los animales. Estas enfermedades tampoco son de peligro pero pueden causar desfiguraciones, irritación constante, incomodidad y, desde el punto de vista económico, pérdidas considerables en las diversas clases de ganado y de animales de compañía (perros y gatos, entre otros).

Un tipo de enfermedades semejantes a las tiñas son las dermatofllosis de bovinos y ovinos causadas por *Dermatophilus congolensis* (figs. 532-535), bacteria perteneciente a los actinomicetes. Estas enfermedades son crónicas y pueden causar importantes pérdidas económicas.

Tabla 6. *Clasificación general de las micosis de los animales vertebrados, basada en la profundidad anatómica de la invasión*[1]

Superficiales
Piedra negra
Piedra blanca
Cutáneas
Dermatofitosis o tiñas
Dermatofilosis
Subcutáneas
Esporotricosis
Micetoma actinomicótico
Micetoma eumicótico
Cromomicosis
Ficomicosis
Rinoficomicosis
Lobomicosis
Rinosporidiosis
Sistémicas
Histoplasmosis
Coccidiodomicosis
Blastomicosis
Candidiasis[2]
Aspergilosis[2]
Mucormicosis[2]

[1] Todas las micosis, a excepción de la candidiasis, son exógenas.

[2] Infecciones oportunistas.

MICOSIS SUBCUTÁNEAS

Aquí están incluidas la esporotricosis, los micetomas (actinomicótico y eumicótico), la cromomicosis, la ficomicosis, la rinoficomicosis o rinoentomoftoramicosis, la lobomicosis y la rinosporidiosis. Estas micosis subcutáneas constituyen un grupo heterogéneo de infecciones que resultan de la implantación traumática del hongo patógeno en la piel. En general, las lesiones permanecen localizadas en los sitios de inoculación o se extienden lentamente a los tejidos adyacentes. En la esporotricosis, por ejemplo, es frecuente la extensión de la infección a través de los canales linfáticos, principalmente en la cara y en las extremidades.

En la tabla 7 se indican las especies de hongos que ocasionan estas micosis subcutáneas, así como algunos de los principales animales que sirven de hospedantes. Con las excepciones de *Curvularia geniculata* y *Drechslera spiciferum*, que causan micetoma eumicótico en animales pero que nunca han sido vinculados con micetomas humanos, las demás especies de hongos enlístadas en la tabla son patógenas tanto para animales como para humanos y provocan padecimientos similares. Aunque las micosis subcutáneas raramente causan la muerte de los hospedantes, son padecimientos que inhabilitan o lisian, y a menudo son extremadamente desagradables las desfiguraciones que provocan.

Tabla 7. *Especies de hongos patógenos de animales vertebrados*

Clase *Orden* *Familia*	*Especie*	*Enfermedad y hospedante*	*Tipos de micosis*
Oomycetes			
Saprolegniales			
Saprolegniaceae	*Saprolegnia parasitica* (figs. 101, 105-107) *S. ferax*	Micosis de peces y huevos de peces	Cutánea, y generalizada en los huevos
Zygomycetes			
Mucorales			
Mucoraceae	*Absidia corymbifera* *A. ramosa* *Mortierella* sp. *Mucor pusillus* *Rhizopus microsporus*	Mucormicosis de animales silvestres (monos, ratas, visones) y domésticos (bovinos, porcinos, equinos, caninos)	Subcutánea localizada rinofacial y gastrointestinal
Mortierellaceae	*Hyphomyces destruens*		
Entomophthorales			
Entomophthoraceae	*Entomophthora* (= *Conidiobolus*) *coronata*	Rinoentomoftoramicosis en caballos	Subcutánea localizada, principalmente muconasal
	Basidiobolus ranarum	Ficomicosis en yeguas	Subcutánea localizada
Blastomycetes			
Cryptococcales			
Cryptococcaceae	*Candida albicans* (figs. 570-575) *C. guilliermondii* *C. krusei*	Candidiasis de animales silvestres (conejos, ratones) y domésticos (aves de corral, cerdos, perros, gatos)	Oportunista Mucocutánea, cutánea o sistémica.
	C. parapsilosis *C. stellatoidea* *C. tropicalis*		
	Cryptococcus neoformans (fig. 576)	Criptococosis de animales silvestres (zorras, leopardos,	Sistémica, principalmente del sistema nervioso central;

Clase *Orden* *Familia*	*Especie*	*Enfermedad y hospedante*	*Tipos de micosis*
		hurones, monos) y domésticos (bovinos, equinos, caninos, felinos)	también pulmonar. Localizada, en mucosa oral y nasal
	Torulopsis sp.	Torulopsosis de animales silvestres (elefantes, monos) y domésticos (vacas, perros)	Oportunista, sistémica, rara
	Trichosporon cutaneum	Piedra blanca de animales domésticos (particularmente caballos)	Superficial, exclusiva de los pelos
Hyphomycetes Moniliales Moniliaceae	*Aspergillus flavus* (figs. 186, 577, 579)	Aspergilosis de aves silvestres y domésticas (pingüinos, pollos, pavos)	Oportunista, pulmonar o sistémica
	A. fumigatus (figs. 522, 525-526)	Aborto micótico en bovinos y equinos	
	Beauveria bassiana	Beauveriosis de tortuga gigante	Oportunista, pulmonar, rara
	Blastomyces dermatitidis	Blastomicosis de perros, caballos, gatos (un caso en león marino)	Sistémica, inicialmente pulmonar
	Coccidioides immitis (figs. 523-524, 567-569)	Coccidioidomicosis de vacas, ovejas, puercos, burros, ratones de campo, ardillas, conejos, tigres; particularmente perros y primates	Sistémica, inicialmente pulmonar
	Geotrichum candidum (fig. 193)	Geotricosis de puercos, perros, vacas, ocelotes	Oportunista, sistémica, rara
	Histoplasma capsulatum (figs. 563-566)	Histoplasmosis de perros (la más común), gatos, puercos, vacas, caballos. En animales silvestres (coyotes, zorros)	Sistémica, inicialmente pulmonar
	H. farciminosum	Linfangitis epizoótica en caballos, mulas y burros	Subcutánea o pulmonar
	Microsporum canis (figs. 539, 541-542, 547-548)	Dermatofitosis de perros, gatos, vacas, monos	Cutánea, en piel y pelos
	M. gypseum (fig. 515)		
	M. nanum (fig. 549)	Dermatofitosis de puercos	Cutánea, en piel y pelos
	Penicillium marneffei	Peniciliosis de la rata del bambú	Sistémica
	Sporothrix schenckii (figs. 516, 552-556)	Esporotricosis de caballos, perros, gatos, zorros, jabalíes	Subcutánea, localizada o diseminada
	Trichophyton equinum	Dermatofitosis de	Cutánea, en piel y pelos

Clase *Orden* *Familia*	*Especie*	*Enfermedad y hospedante*	*Tipos de micosis*
	(fig. 514)	caballos, camellos, aves de corral	
	T. gallinae	Dermatofitosis de pollos y pavos	Cutánea, en piel y pelos
	T. mentagrophytes (fig. 543)	Dermatofitosis de perros, gatos, conejos, ratas, chinchillas, monos	Cutánea, en piel y pelos
	T. simii	Dermatofitosis de monos	Cutánea, en piel y pelos
	T. terrestre	Dermatofitosis de ratas	
	T. verrucosum (figs. 512-513)	Dermatofitosis de caballos, vacas, perros, ovejas	
Dematiaceae	*Cladosporium carrionii*	Cromomicosis de perros, caballos, sapos, ranas	Subcutánea
	Curvularia geniculata (fig. 224)	Micetoma eumicótico de gatos, perros, caballos	Cutánea y subcutánea
	Drechslera spiciferum		
	Helminthosporium sp. (fig. 225)		
	Phialophora sp. (fig. 519-521)	Cromomicosis de perros	Subcutánea
Loculoascomycetes			
Myriangiales			
Saccardinulaceae	*Piedraia hortai*	Piedra negra del gorila y otros primates	Superficial en los ejes de los pelos
Posición taxonómica incierta	*Loboa loboi*	Lobomicosis de delfines exclusivamente	Subepidérmica
	Rhinosporidium seeberi (figs. 517-518)	Rinosporidiosis de vacas, caballos, mulas, perros, cabras, gansos, patos	Cutánea, principalmente en el área nasal
Actinomycetes*			
Actinomycetales			
Actinomycetaceae	*Actinomyces bovis* *A. israelii*	Actinomicosis de bovinos	Subcutánea o sistémica
	Nocardia asteroides *N. brasiliensis* *N. caviae*	Nocardiasis de bovinos	Subcutánea o sistémica
Dermatophilaceae	*Dermatophilus congolensis* (figs. 532-535)	Dermatofilosis de vacas, ovejas, cabras, caballos, antílopes, venados, jirafas, cebras, puercos, zorras, gatos, ardillas	Cutánea, en piel y pelos

* Los actinomicetes son bacterias, no hongos, pero se incluyen porque provocan enfermedades semejantes a las micosis y porque también los médicos veterinarios especializados en micología las estudian.

MICOSIS SISTÉMICAS

Las micosis sistémicas de los animales, al igual que las del hombre (cuya vía primaria de entrada al cuerpo es usualmente pulmonar y la diseminación hematógena a otros órganos puede ocurrir frecuentemente), son de dos tipos según la virulencia inherente del hongo patógeno y la susceptibilidad del hospedante. El primer tipo incluye las infecciones causadas por hongos patógenos verdaderos, que pueden ocasionar enfermedad en hospedantes sanos: *Histoplasma*, *Coccidioides* y *Blastomyces*, que respectivamente ocasionan histoplasmosis, coccidioidomicosis y Blastomicosis. Al segundo tipo de infecciones se les llama "oportunistas" porque los hongos involucrados tienen una virulencia inherente baja y la producción de la enfermedad depende de que la resistencia del hospedante a la infección se encuentre disminuida. Los agentes etiológicos de las micosis oportunistas (candidiasis, criptococosis, aspergilosis y mucormicosis) son *Candida*, *Cryptococcus*, *Aspergillus* y varios Mucorales (*Absidia*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Mortierella*). Las especies de hongos que causan los diversos tipos de micosis sistémicas en los animales vertebrados también están enlistadas en orden taxonómico en la tabla 7. Estos tipos de micosis sí son peligrosos y frecuentemente mortales si no se tratan adecuadamente; más aún, algunos de ellos son de pronóstico fatal, pues no ceden a ninguno de los medicamentos antimicóticos conocidos.

De las micosis sistémicas, causadas por hongos oportunistas, es importante mencionar el incremento observado recientemente en abortos micóticos, principalmente en bovinos y equinos, debidos a las infecciones de placenta por *Aspergillus fumigatus* (figs. 525-526). También son de gran importancia económica las aspergilosis pulmonares de aves de corral ocasionadas por varias especies de *Aspergillus*, particularmente *A. fumigatus* y *A. flavus*. Las aves en cautiverio, principalmente pollos y pavos, se infectan por inhalación de las esporas que están presentes en el alimento o en el suelo de los gallineros. *A. fumigatus* también puede penetrar la cáscara de los huevos de gallina e infectar los embriones (fig. 522), y ocasionar neumomicosis, con alto índice de mortalidad, en los pollitos recién salidos del cascarón. Aunque la aspergilosis es comúnmente considerada como una enfermedad de aves en cautivero, también se puede presentar en aves silvestres; en patos y otras aves migratorias llega a alcanzar dimensiones epidémicas.

Las aspergilosis han sido reportadas en casi todas las especies de animales domésticos y en muchas especies de vida libre; recientemente, el okapi africano, el aligátor americano y la codorniz japonesa han sido añadidos a la lista de hospedantes.

Debido a la importancia económica y biológica que tienen los hongos patógenos para los animales domésticos del hombre, se ha desarrollado una disciplina relativamente nueva que es la micología médica veterinaria, que trata del estudio y control de las infecciones micóticas de los animales superiores. Las micosis de los vertebrados silvestres son menos conocidas y poco estudiadas por los médicos veterinarios especializados en micología, de manera que constituyen uno de los campos de investigación interesantes para el desarrollo de la micología.

Capítulo 14

Hongos Patógenos del Hombre

INTRODUCCIÓN

En años recientes, el estudio de las enfermedades del hombre ocasionadas por hongos ha recibido la atención que merece y una importante disciplina, la micología médica, se está desarrollando en varios frentes de la investigación científica, abarcando desde el mejoramiento en las técnicas de diagnóstico hasta el uso de nuevos y más eficaces agentes quimioterapéuticos, pasando por los estudios acerca de las pruebas serológicas específicas para las diversas enfermedades fungosas, la taxonomía exacta de los hongos patógenos, su ecología y epidemiología, y los mecanismos de patogenicidad que dichos hongos poseen para provocar estados patológicos en el hombre. Así, la micología médica ha dejado de ser considerada como un campo esotérico del conocimiento.

Relativamente pocas especies de hongos son capaces de crecer en los tejidos del hombre y causar micosis, es decir, infecciones fungosas. En efecto, actualmente hay más de 200 000 nombres específicos de hongos en la bibliografía micológica, pero sólo aproximadamente 20 especies pueden causar infecciones sistémicas o diseminadas, severas y potencialmente fatales; alrededor de otras 20 están generalmente asociadas con infecciones cutáneas más o menos leves, y una docena con enfermedades subcutáneas, localizadas, bastante severas. Además, hay una larga lista de especies de hongos oportunistas que pueden causar enfermedades en pacientes debilitados, es decir, en personas que bajo circunstancias poco comunes de susceptibilidad aumentada, anormal, se convierten en hospedantes de hongos que normalmente viven como saprobios en el medio externo, pero que se vuelven parásitos y patógenos una vez que se introducen por inhalación o por implantación traumática en el cuerpo humano. En la discusión que sigue se tratan brevemente los principales tipos de micosis que causan los hongos en el hombre, ya sea como parásitos y patógenos primarios de personas normales, sanas, o como invasores secundarios (oportunistas) de hospedantes que presentan sus mecanismos de defensa suprimidos o reducidos por otras causas. Algunas de las enfermedades discutidas en este capítulo, como son la candidiasis y la pitiriasis versicolor, son causadas por organismos endógenos, es decir, especies que constituyen parte de la microbiota normal del hombre; todas las demás infecciones fungosas tratadas tienen un origen exógeno, o sea que los hongos causantes viven en el medio externo y pueden llegar accidentalmente a invadir los tejidos del hombre. Con la excepción de unos pocos dermatofitos, la patogenicidad o capacidad de producir enfermedad no es necesaria para que los hongos que afectan al hombre completen su ciclo de vida y mantengan la diseminación de sus especies.

Los tipos de micosis han recibido su designación de los nombres genéricos de los hongos que las causan (por ejemplo, aspergilosis, histoplasmosis y blastomicosis, que derivan de *Aspergillus*, *Histoplasma* y *Blastomyces*, respectivamente); del órgano afectado (por ejemplo, otomicosis o micosis del canal auditivo); de los grupos de hongos que comparten una cierta característica, como es el caso de las dermatofitosis, que son enfermedades ocasionadas por varias especies de dermatofitos (hongos **queratinoliticos** que invaden la superficie de los tejidos queratinizados, como la epidermis, el pelo y las uñas), y también las micosis han sido denominadas dependiendo de la localización de la infección y del grado de morbilidad o mortalidad de la misma (micosis superficiales, cutáneas, subcutáneas y sistémicas). Se considera que la clasificación tradicional de las micosis según estos últimos criterios de profundidad anatómica de la invasión, y que es la que se presenta a continuación, da una mejor visión general de la gama de enfermedades que los hongos pueden ocasionar (tabla 8).

Las figs. 536-576 ilustran algunas de las micosis

más importantes y los hongos que las producen; estas figuras están ordenadas de acuerdo con los tipos de micosis. La tabla 9 enlista en orden taxonómico dichas especies ilustradas y otras más, no ilustradas, que han sido seleccionadas para presentar un cuadro general del tema, indicando las clases, subclases, órdenes y familias taxonómicos a que pertenecen dichas especies, y las enfermedades que ocasionan. Los géneros están arreglados en orden alfabético dentro de cada familia.

MICOSIS SUPERFICIALES

Las invasiones superficiales incluyen enfermedades que no se consideran serias en términos de morbilidad o mortalidad, pero que son crónicas, molestas y antiestéticas. Los hongos involucrados están confinados al estrato córneo de la piel o a los ejes de los pelos, alejados de los tejidos vivos, por lo que generalmente no se presenta una respuesta celular del organismo hospedante. Algunos ejemplos de este tipo de padecimientos son la tiña negra, la pitiriasis versicolor o tiña versicolor, la piedra negra y la piedra blanca.

Tiña negra. Es una infección asintomática de la epidermis queratinizada, generalmente en las palmas de las manos (fig. 536), aunque puede presentarse en las plantas de los pies y en otras áreas del cuerpo; se caracteriza por la presencia de manchas, aisladas o confluentes, bien delimitadas, de color café a negro y con los bordes más oscuros. Es una afección rara que puede ser diagnosticada con base en el cuadro clínico y en la observación al microscopio de escamas de piel montadas en hidróxido de potasio, que muestran las hifas flexuosas y septadas, de color café u oliváceo, del hongo causante, *Exophiala werneckii* (Hyphomycetes, figs. 537-538). Este microorganismo ha sido denominado *Cladosporium werneckii*, o se ha sugerido que corresponde a *Aureobasidium pullulans*; sin embargo, con los estudios modernos sobre ontogenia conidial se ha determinado que se trata de un dematiáceo del género *Exophiala*, que produce conidios en fiálides. Las colonias de *E. werneckii* son al principio húmedas y globosas, y negras a grises u oliváceas; después de unas dos semanas, generalmente se vuelven lanosas o aterciopeladas, con un micelio aéreo gris a verde oscuro, que es cuando se asemeja a un *Cladosporium*.

Tabla 8. *Clasificación general de las micosis humanas, basada en la profundidad asintomática de la invasión*[1]

Superficiales
Tiña negra[2]
Pitiriasis versicolor[2]
Piedra negra
Piedra blanca
Cutáneas
Dermatofitosis o tiñas
Subcutáneas
Esporotricosis
Micetoma actinomicótico
Micetoma eumicótico
Cromomicosis
Ficomicosis
Rinoficomicosis
Lobomicosis
Rinosporidiosis
Sistémicas
Histoplasmosis
Coccidioidomicosis
Blastomicosis
Paracoccidioidomicosis[2]
Candidiasis[3]
Criptococosis[3]
Aspergilosis[3]
Mucormicosis[3]

[1] Todas las micosis, a excepción de la pitiriasis versicolor y la candidiasis, son exógenas.
[2] No registradas en forma natural en los animales.
[3] Infecciones oportunistas.

Pitiriasis versicolor. Consiste en manchas de tamaño variable, rosadas o rojizas a morenas, a menudo coalescentes, con una superficie finamente arrugada y harinosa. Comúnmente se presentan en los hombros, el cuello, la espalda y la parte superior de los brazos (fig. 550), y más raramente en la cara, en la axila o en la ingle. En ocasiones también afecta los folículos pilosos. Las manchas fluorescen bajo la luz ultravioleta de la lámpara de Wood, instrumento muy utilizado para la detección y delimitación de las lesiones. Generalmente, la pitiriasis versicolor es asintomática, excepto por la comezón que se presenta en climas tropicales. Con la observación microscópica de escamas de piel montadas en hidróxido de potasio se puede diagnosticar el agente causal, *Pityrosporum* (= *Malassezia*) *furfur* (Blastomycetes); esta levadura endógena forma racimos de células gemantes, esféricas, de pared gruesa, junto con fragmentos hifales, comúnmente truncados en ambos extremos (fig. 551). Como este organismo levaduriforme desarrolla células en cultivo iguales a las que se pueden ver en las escamas de la piel, no es necesario cultivarlo para obtener el diagnóstico.

Piedra negra. Este nombre se aplica a una infección superficial, asintomática, de los ejes de los pelos, principalmente de la cabeza y de la barba, que resulta en la formación de nódulos adheridos, duros, de color

Tabla 9. *Especies de hongos patógenos del hombre*

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Enfermedad*	*Tipos de micosis*
Zygomycetes			
Mucorales			
Mucoraceae	*Absidia corymbifera*	Mucormicosis	
	Mucor circinelloides *M. pusillus* *M. racemosus* (figs. 123-128) *M. ramossisimus* *M. spinosus* (fig. 129) *Rhizopus arrhizus* (figs. 17, 144-148, 696) *Rh. oryzae*		Subcutánea localizada, principalmente rinocerebral; gastrointestinal, y diseminada o sistémica.
Mortierellaceae	*Mortierella ramanniana* (figs. 166-168)		
Entomophthoraceae	*Basidiobolus haptosporus*		
	B. ranarum	Ficomicosis	Subcutánea localizada; en ocasiones profunda.
	Entomophthora (= *Conibiobolus*) *coronata*	Rinoentomoftoramicosis	Subcutánea localizada; raramente diseminada.
Blastomycetes			
Cryptococcales			
Cryptococcaceae	*Candida albicans* (figs. 570-575) *C. parapsilosis* *C. stellatoidea* *C. tropicalis*	Candidiasis	Oportunista, mucocutánea, cutánea o sistémica; en ocasiones causa alergias
	C. albicans	Onicomicosis	Cutánea
	Cryptococcus neoformans (fig. 576)	Criptococosis	Sistémica, principalmente del sistema nervioso central.
	Pityrosporum (= *Malassezia*) *furfur* (figs. 550-551)	Pitiriasis versicolor	Superficial, en el estrato córneo de la piel.
	Rhodotorula rubra	Rodotorulopsosis	Oportunista. Sistémica, rara
	Torulopsis glabrata	Torulopsosis	Oportunista. Sistémica, rara
	Trichosporon cutaneum	Piedra blanca	Superficial, exclusiva de los pelos de la barba, de la axila y de la región inguinal
Hyphomycetes			
Moniliales			
Moniliaceae	*Acremonium* (= *Cephalosporium*) sp.	Cefalosporiomicosis	Oportunista. Onicomicosis, micetoma, meningitis y queratitis.
	A. kiliense	Micetoma eumicótico	Cutánea y subcutánea; también afecta aponeurosis y huesos.
	Aspegillus clavatus (figs. 188-190) *A. flavus* (figs. 186, 577, 579) *A. nidulans*	Aspergilosis	Alérgica (asmática y broncopulmonar) Es micosis puesto que hay desarrollo de estructuras

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Enfermedad*	*Tipos de micosis*
	(figs. 274-275)		fúngicas en los tejidos del hospedante
	A. niger (figs. 577, 702) *A. fumigatus* *A. niger* *A. flavus* *A. fumigatus* (figs. 522, 525-526)	Otomicosis	Oportunista. Cutánea
	A. terreus	Aspergilosis	Oportunista. Colonizadora (aspergiloma pulmonar); invasiva (diseminada, del sistema nervioso central, cutánea, de los senos nasales o iatrogénica)
	Beauveria bassiana	Beauveriosis	Oportunista. Pulmonar, rara
	Blastomyces dermatitidis	Blastomicosis	Sistémica; inicialmente pulmonar
	Coccidioides immitis (figs. 523-524, 567-569)	Coccidioidomicosis	Sistémica; inicialmente pulmonar
	Epidermophyton floccosum (fig. 540)	Dermatofitosis	Cutánea, en pies (tiña de los pies o pie de atleta), manos y otras áreas del cuerpo.
	Geotrichum candidum (fig. 193)	Geotricosis	Oportunista; más frecuentemente es pulmonar pero puede encontrarse como infección bronquial, oral, cutánea o del aparato digestivo. Rara
	Histoplasma capsulatum (fig. 563-566)	Histoplasmosis	Sistémica; inicialmente pulmonar
	Microsporum canis (figs. 539, 541-542, 547-548)	Dermatofitosis	Cutánea, en cuero cabelludo y pelo (tiña de la cabeza), y en piel glabra (tiña del cuerpo)
	M. gypseum (fig. 515)	Dermatofitosis	Cutánea, en cuero cabelludo y pelo y en piel glabra
	M. nanum (fig. 549)	Dermatofitosis	Cutánea, en cuero cabelludo y pelo
	Penicillium commune	Peniciliosis	Oportunista; inicialmente pulmonar y después sistémica. Rara
	P. marneffei	Peniciliosis	Oportunista; inicialmente pulmonar y después sistémica. Muy rara
	P. simplicissimum *P. herquei* *P. rubrum* *P. italicum* (figs. 199, 506) *P. caseicolum*	Alergia (asma y pulmón del granjero (farmer's lung))	No es micosis puesto que no existe crecimiento de los hongos en los tejidos del hospedante.
	Paracoccidioides brasiliensis	Paracoccidioidomicosis	Sistémica; inicialmente pulmonar

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Enfermedad*	*Tipos de micosis*
	Scopulariopsis brevicaulis (fig. 203)	Escopulariopsosis Onicomicosis	Subcutánea, rara Cutánea, solo en uñas
	Sporothrix schenckii (figs. 516, 552-556)	Esporotricosis	Subcutánea, localizada o diseminada.
	Trichophyton concentricum	Dermatofitosis	Cutánea, en piel de casi cualquier parte del cuerpo
	T. mentagrophytes (fig. 543) *T. rubrum*	Dermatofitosis	Cutánea, en piel, pelo y uñas
	T. tonsurans (figs. 545-546)	Dermatofitosis	Cutánea, en piel y pelo
Dematiaceae	*Alternaria alternata* (fig. 221)	Alergia	No es micosis
	Aureobasidium pullulans	Aureobasidiomicosis	Oportunista. Cutánea, rara
	Cercospora apii	Cercosporamicosis	Oportunista. Cutánea, rara
	Cladosporium bantianum	Cromomicosis cerebral (cladosporiosis)	Subcutánea. Sistémica
	C. carrionii	Cromomicosis	Subcutánea
	Curvularia geniculata (fig. 224)	Queratitis micótica u oculomicosis Feohifomicosis	Oportunista. Cutánea Oportunista. Sistémica
	Drechslera hawaiiensis	Meningoencefalitis	Oportunista. Diseminada. Rara
	Exophiala (= *Cladosporium*) *werneckii* (figs. 536-538)	Tiña negra	Superficial, en el estrato córneo de la piel
	Fonsecaea compacta *F. dermatitidis* *F. pedrosoi* *Phialophora jeanselmei* *Ph. Richardsiae* *Ph. Verrucosa*	Cromomicosis	Subcutánea
	Curvularia geniculata *Drechslera spiciferum* *Madurella grisea* *M. mycetomi* (figs. 561-562) *Ph. Jeanselmei*	Micetoma eumicótico	Cutánea y subcutánea
Tuberculariaceae	*Fusarium solani*	Oculomicosis	Oportunista. Cutánea
Coelomycetes Sphaeropsidales Sphaeropsidaceae	*Phoma hibernica*	Fomamicosis	Oportunista. Cutánea, rara
	Pyrenochaeta romeroi	Micetoma eumicótico	Cutánea y subcutánea
Euascomycetes Plectomycetidae Eurotiales Eurotiaceae	*Petriellidium* (= *Allescheria*) *boydii*	Oculomicosis	Oportunista. Cutánea
Pyrenomycetidae Xylariales (= Sphaeriales)	*Leptosphaeria senegalensis*	Micetoma eumicótico	Cutánea y subcutánea
Loculoascomycetes Myriangiales			

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Enfermedad*	*Tipos de micosis*
Saccardinulaceae	*Piedraia hortai*	Piedra negra	Superficial, en los ejes de los pelos
Holobasidiomycetes			
Hymenomycetidae			
Agaricales			
Coprinaceae	*Coprinus cinereus*	Basidiomicosis (cardiaca)	Oportunista; inicialmente pulmonar, después diseminada. Rara
Aphyllophorales			
Schizophyllaceae	*Schizophyllum commune* (figs. 425-426)	Basidiomicosis (meningitis)	Oportunista. Muy rara
Posición taxonómica incierta	*Loboa loboi*	Lobomicosis	Subepidérmica, principalmente en las partes expuestas del cuerpo
	Rhinosporidium seeberi (figs. 517-518)	Rinosporidiosis	Cutánea, principalmente en el área nasal
Actinomycetes*			
Actinomycetales			
Dermatophilaceae	*Dermatophilus congolensis* (figs. 532-535)	Dermatofilosis	Cutánea. Muy rara. Frecuente en ovejas y otros animales
Actinomycetaceae	*Actinomyces israelii*	Micetoma actinomicótico	Cutánea y subcutánea; también invade aponeurosis y huesos
	Nocardia asteroides *N. brasiliensis* (figs. 557-559) *N. caviae* *N. farcinica* *Actinomadura madurae* *A. pelletieri* *Streptomyces somaliensis* *S. paraguayensis*		
	Actinomyces israelii	Actinomicosis y nocardiosis	Subcutánea o sistémica
	N. brasiliensis		

* Son bacterias (actinomicetes), no hongos, pero se incluyen porque las enfermedades que causan son muy semejantes a las micosis, tanto en el curso clínico como en la histopatología, y porque tradicionalmente han sido estudiados por los médicos micólogos, además de que estos actinomicetes son los responsables de cerca de 60% de los casos de micetomas en el mundo.

café oscuro o negro. Estos nódulos varían en tamaño desde microscópicos hasta 1 mm o más de diámetro. Al ser triturados y montados en hidróxido de potasio, en el microscopio aparecen constituidos por un estroma de hifas oscuras, muy septadas y empaquetadas, recubiertas por una matriz cementante amorfa. Entre las hifas hay ascas elipsoidales que contienen hasta ocho ascosporas unicelulares, curvadas y torcidas. El hongo responsable de esta condición es el loculoascomicete *Piedraia hortai*, que puede ser cultivado en Sabouraud dextrosa agar, medio en el que desarrolla hifas oscuras con muchas clamidosporas, así como ascas similares a las que se presentan en los pelos. Además del hombre, la piedra negra ha sido registrada en monos y otros primates de áreas tropicales.

A diferencia de la piedra negra, enfermedad de las zonas tropicales, la piedra blanca aparece en las áreas templadas. Los nódulos que forma el parásito en los pelos de la cabeza, la barba, la axila y la ingle son más blandos que los de la piedra negra, su color es blanco

a café claro, se disponen en cadenas moniliformes, y están constituidos por hifas y artrosporas entremezcladas. Los pelos pueden romperse por la acción del hongo pero la enfermedad es asintomática. La condición ocurre esporádicamente en Norteamérica y Europa, y es más común en Sudamérica y en el Oriente. Ha sido registrada también en animales domésticos, particularmente en el caballo. El agente causal es la levadura *Trichosporon cutaneum* (Blastomycetes), caracterizada por formar artrosporas además de blastosporas; esta última característica la diferencia del moho levaduriforme *Geotrichum candidum*, con el cual puede ser fácilmente confundida. Se desconoce la fuente específica de la infección, pero se ha sugerido que el hongo se adquiere al nadar en aguas estancadas donde *T. cutaneum* vive como saprobio; este organismo es un saprobio común del suelo y de ciertos alimentos fermentados elaborados con granos de cereales, entre otros muchos hábitat.

MICOSIS CUTÁNEAS

Las infecciones cutáneas del hombre incluyen una amplia variedad de enfermedades en las que son afectados el integumento y sus apéndices, el pelo y las uñas. Generalmente, la infección está restringida a las capas cornificadas, no vivas, pero debido a la presencia del agente infeccioso y de sus productos metabólicos se presenta una variedad de cambios patológicos. La mayoría de estas infecciones son causadas por un grupo homogéneo de hongos queratinolíticos denominados **dermatofitos**. La palabra dermatofito significa literalmente planta de la piel y, aunque en este libro se ha aceptado la hipótesis de que los hongos derivaron de formas ancestrales de los Protoctista, más bien que a partir de plantas primitivas, se han conservado las palabras dermatofito y dermatofitosis debido a su uso tan generalizado en la bibliografía de micología médica.

Dermatofitosis. Son enfermedades muy frecuentes, específicas de la piel queratinizada, del pelo y de las uñas, las llamadas tiñas o *tineae*, inducidas por un grupo de mohos relacionados, los dermatofitos, clasificados en tres géneros: *Microsporum*, *Trichophyton* y *Epidermophyton* (Hyphomycetes). A diferencia de estas enfermedades, las llamadas **dermatomicosis** incluyen una amplia gama de infecciones cutáneas causadas por muy diversas especies de mohos y levaduras (por ejemplo las especies de *Candida*) habitantes del suelo, o que se presentan como resultado de una invasión secundaria a partir de una micosis sistémica. Las dermatofitosis incluyen varias entidades clínicas distintas, dependiendo del sitio anatómico y del agente etiológico involucrados.

El crecimiento de los dermatofitos es en forma radial, produciendo una descamación y reacción inflamatoria de las células queratinizadas del hospedante. La invasión de la queratina de los pelos y de las uñas ocasiona su desmoronamiento, lo cual se traduce en alopecia (caída del pelo) en la tiña de la cabeza, y uñas quebradizas o deformadas en la tiña de las mismas. En ocasiones se pueden presentar lesiones vesiculosas o papulosas en áreas distantes de las lesiones primarias o foco micótico evolutivo; estas pápulas se llaman dermafítides y se deben a una reacción alérgica provocada por sustancias liberadas por el mismo dermatofito.

Las especies de hongos dermatofitos no forman sus estados sexuales en el hospedante vivo, pero algunas de ellas lo hacen en el suelo; el estado sexual de *Microsporum* es *Nannizzia* y el de *Trichophyton* es *Arthroderma*, ambos con cleistotecios (Gymnoascaceae, Plectomycetidae).

Los dermatofitos presentan una serie de adaptaciones a su modo especializado de parasitismo, incluyendo la capacidad de diseminarse de un hospedante a otro, es decir, son contagiosos, sin tener que revertir a su fase saprobia en el suelo. Algunas especies tienen una gama amplia de hospedantes, mientras que otras son características de ciertos hospedantes. Por ejemplo, *Microsporum audouinii* y *Trichophyton rubrum*, respectivamente, causan tiña de la cabeza y de los pies del hombre (*tinea capitis* y *tinea pedis*) y tienden a ser exclusivos de este hospedante (**antropofilicas**), mientras que la tiña ocasionada por *M. canis* es característica de perros y gatos (**zoofílica**) y, en ocasiones, puede infectar a las personas que están en contacto con estos animales domésticos. Por otro lado, las llamadas especies **geofílicas**, como *M. gypseum* y *T. terrestre*, viven principalmente en el suelo aunque pueden parasitar eventualmente al hombre. Se ha sugerido que estas distribuciones contrastantes en hospedantes pueden estar relacionadas con los distintos hábitos de comportamiento de los animales y con diferencias inherentes a la susceptibilidad de los hospedantes, esta última dependiente, en algunos casos, de factores fisiológicos; el mejor ejemplo de esto lo da *M. audouinii*, que causa tiña de la cabeza en los niños, pero la enfermedad desaparece espontáneamente al llegar la pubertad debido a que entonces el cuero cabelludo comienza a secretar ácidos grasos fungistáticos.

El diagnóstico de una tiña puede hacerse por medio de observación microscópica directa de las estructuras fúngicas características, en raspados de piel, pelo o uñas afectados, montados en hidróxido de po-

tasio. Todas las especies de dermatofitos presentan hifas septadas y artrosporas. En los casos de invasión a los pelos se presentan modalidades según la especie de hongo involucrada. Por ejemplo, *M. audouinii* y *M. canis* forman una capa en mosaico, por fuera del eje del pelo, constituida por pequeñas artrosporas; este es el tipo *ectotrix*, también causado por *M. gypseum*, *T. mentagrophytes* y *T. rubrum*, entre otros, en el que se disponen cadenas paralelas de artrosporas por fuera del eje del pelo; en el otro tipo, llamado *endotrix*, ocasionado por *T. tonsurans*, *T. violaceum* y otros, las cadenas paralelas de artrosporas se forman dentro de los ejes de los pelos. *Microsporum*, que puede atacar piel y pelo, y *Trichophyton*, que además de piel y pelo puede crecer en las uñas (*tinea unguium* u onicomicosis), producen macroconidios (macroaleuriosporas) multicelulares, característicos, así como microconidios (microaleuriosporas) unicelulares, aunque la abundancia con que se desarrollan unos y otros depende de la especie y de la cepa presentes. Por otro lado, *Epidermophyton*, un género monotípico, es decir, con una sola especie (*E. floccossum*), sólo desarrolla macroconidios multicelulares, y en cuanto a los sustratos que ataca se distingue por crecer en piel y a veces en uñas, pero no en pelo; este hongo es el más común en la tiña de la piel interdigital de los pies conocida con el nombre de pie de atleta. Además de los conidios se toman en cuenta otras características para la identificación de las especies, como son la morfología macroscópica de los cultivos en medios especiales, la morfología de otras estructuras auxiliares, tales como hifas espiraladas, en forma de raqueta, candelabriformes, y la presencia o falta de fluorescencia de las lesiones bajo la luz ultravioleta; esta fluorescencia es generalmente de color amarillo o verde.

Varias características indican que los dermatofitos son un grupo de parásitos especializados, semejante en cierto modo a los parásitos necrotróficos especializados de las plantas superiores, ya que pueden causar infecciones en hospedantes sanos, siguiendo un modo bien definido de parasitismo. Además, los dermatofitos pueden ser transmitidos de un hospedante a otro, y por lo menos algunos de ellos tienen una gama de hospedantes restringida, lo que sugiere un grado de adaptación al parasitismo; muchos de estos hongos son capaces de utilizar queratina como fuente de energía, y sus actividades saprobias están principalmente confinadas a sustratos queratinizados, por lo que los dermatofitos son más comunes en los lugares donde abundan dichos sustratos, y que son los sitios que frecuentan sus hospedantes (baños públicos, albercas, etcétera).

MICOSIS SUBCUTÁNEAS

Las micosis subcutáneas incluyen un grupo de enfermedades que tienen varias características en común, en particular su epidemiología en la mayoría de ellas. Generalmente, los agentes causales de estas enfermedades son habitantes del suelo y de materiales vegetales, y penetran a través de heridas provocadas en las partes expuestas del cuerpo de los hospedantes, causando infecciones en las capas más profundas de la piel y, algunas veces, en los tejidos subyacentes, incluyendo los huesos; sin embargo, ordinariamente no existe una diseminación de la infección a otras partes del cuerpo o a órganos internos, con la excepción de la esporotricosis, que a veces se presenta como una infección pulmonar o diseminada. Las micosis subcutáneas no son oportunistas en el sentido usual, ya que pueden ocurrir en personas inicialmente sanas. Estas micosis son crónicas, evolucionan a través de un período largo de tiempo y, muchas de ellas, tienden a causar notables desfiguraciones de las partes invadidas. A continuación se describen algunas de las características más importantes de las micosis subcutáneas: esporotricosis, micetoma actinomicótico, micetoma eumicótico, cromomicosis, ficomicosis subcutánea, rinoficomicosis o rinoentomoftoramicosis, lobomicosis y rinosporidiosis.

Esporotricosis. Esta enfermedad, que es de lento desarrollo, es una infección crónica de la piel y de los tejidos subcutáneos, que comienza como una pápula en el sitio de inoculación accidental de esporas y fragmentos miceliales de *Sporothrix schenckii* (Hyphomycetes) por medio de astillas o espinas de plantas, o del suelo. La pápula o lesión primaria (fig. 552), que generalmente se produce en la mano, la cara o el pie, gradualmente se vuelve ulcerada, supurativa, típicamente con la forma de un chancro no maduro. De manera secundaria se forman después unos nódulos subcutáneos ulcerativos a lo largo de los vasos linfáticos de la región, lo que resulta en una característica diagnóstica de la esporotricosis más común, que es la linfática o linfocutánea (figs. 553-554). Otros tipos clínicos de esporotricosis se conocen como cutánea fija o localizada, mucocutánea, extracutánea y diseminada, y primariamente pulmonar; esta última resulta de la inhalación de las esporas, y el resto de los tipos clínicos, de la implantación traumática de las esporas. La diseminación secundaria puede afectar las superficies de las articulaciones y, ocasionalmente también, el sistema nervioso central, los pulmones y el tracto genitourinario. La infección es de distribución mundial, particularmente en las áreas templadas y tropicales.

S. schenckii, cuyo posible estado sexual correspon-

de a *Ceratocystis stenoceras* (Plectomycetidae), es un hongo dimórfico que puede aparecer en los tejidos infectados como células levaduriformes ovaladas, en forma de puro o cigarro, comúnmente dentro de los leucocitos polimorfonucleares (fig. 555), que pueden ser teñidas y reveladas con los colorantes de Gram o con los de Giemsa. En ocasiones, el patógeno forma los llamados cuerpos asteroides, que están constituidos por células levaduriformes, similares a las de *Cryptococcus*, cada una de ellas rodeada por una masa amorfa, eosinófila. Sin embargo, es muy difícil, y generalmente imposible, revelar el hongo parásito en el pus o en las secciones de los tejidos obtenidos de las lesiones, con la excepción de la esporotricosis pulmonar en la que las lesiones generalmente muestran grandes cantidades de células levaduriformes. *S. schenckii* puede ser cultivado fácilmente en medios como el de Sabouraud dextrosa agar o el de Mycosel agar, en los que a 25 °C desarrolla colonias miceliales características, al principio blancas, húmedas y membranáceas, que después se tornan de color café a negro, con textura de piel y el centro convoluto, del cual se extienden pliegues radiales. Microscópicamente, el hongo se caracteriza por producir conidióforos con conidios dispuestos en forma de roseta (fig. 556), que corresponden a aleuriosporas que se originan sobre pequeños esterigmas; los conidios también se pueden formar en hifas no diferenciadas. Si los cultivos son incubados a 37 °C en medios como el de glucosa-cistina-sangre agar, el hongo adopta la morfología de la fase parasítica, es decir, de organismo levaduriforme (dimorfismo por temperatura); este cambio también se puede obtener al inocular suspensiones del cultivo micelial en el fluido peritoneal de ratas o hámsteres jóvenes. Antes de poder identificar un cultivo micelial como perteneciente a *S. schenckii* es necesario observar la reversión a la fase levaduriforme del hongo, ya sea en condiciones especiales de cultivo en medios de agar, o por inoculaciones en animales de laboratorio.

Micetoma. El micetoma, que literalmente significa tumor fúngico o tumor de hongos, corresponde a un tipo de lesiones hinchadas, deformantes, endurecidas, tumoriformes, indoloras, ocasionadas por actinomicetes (actinomicetoma) o por mohos (micetoma eumicótico), que involucran piel, tejidos subcutáneos, aponeurosis y huesos, aunque no hay una diseminación sistémica. Las microcolonias de los organismos causantes, denominadas granos, son descargadas en el pus que drena de múltiples senos o pústulas. Las primeras manifestaciones de la infección aparecen como pápulas, nódulos subcutáneos o abscesos. La infección es adquirida por inoculación traumática de los organismos presentes en el suelo o en la vegetación; por tanto, las lesiones son más frecuentes en el pie o en la pierna; pero también pueden ocurrir en mano, brazo, hombro o en otras partes expuestas del cuerpo. Al igual que la esporotricosis, el micetoma es una enfermedad ocupacional, es decir, asociada al desempeño de ciertos trabajos, como sucede con los floricultores, tejedores de canastas y alfareros que manejan partes vegetales con las que se pueden ocasionar heridas que sirven de vías para la entrada de los microorganismos patógenos. Esta enfermedad es típica de las zonas subtropicales, principalmente entre los hombres adultos que trabajan en labores del campo, que aumentan el riesgo de exposición a los patógenos.

Los micetomas constituyen una entidad clínica, pero como son causados por muy diversas especies de microorganismos incluyendo bacterias y hongos, es importante distinguir los dos grupos que existen con objeto de obtener el diagnóstico y, por ende, el tratamiento adecuados. La primera clave que se utiliza para diferenciar los tipos de micetoma la constituye la apariencia microscópica de los granos, que varían en forma, tamaño (1-2 mm), color (blanco, amarillo, rojo o negro) y arquitectura interna vista en sección. En secciones teñidas, los granos procedentes de los micetomas actinomicóticos se ven constituidos por filamentos bacterianos muy delgados y ramificados (alrededor de 1 µm de diámetro), mientras que los granos de los micetomas eumicóticos están compuestos, parcial o enteramente, de hifas (aproximadamente de 2-4 µm de diámetro) y clamidosporas; en este último caso, las hifas pueden o no estar arregladas como mazos en la parte periférica de los granos. La identificación de las especies a que corresponden los agentes causales de estas lesiones se logra por medio de tinciones de los granos con hematoxilina y eosina, con Gram, o con metenamina-plata, así como mediante el estudio de las características de los cultivos, entre otras; el medio de cultivo generalmente utilizado para aislar estos microorganismos es el de Sabouraud dextrosa agar con y sin antibióticos antibacterianos, según el caso, pero se evita la utilización de cicloheximida porque algunos de los hongos que provocan la enfermedad son sensibles a dicho antibiótico. Otros medios útiles son el de papa dextrosa agar y harina de maíz agar. Para el diagnóstico del micetoma. y la diferenciación de las infecciones actinomicóticas y eumicóticas, también se utilizan cierras pruebas serológicas.

El actinomicetoma o micetoma actinomicótico es causado por varias especies de actinomicetes pertenecientes a los géneros *Actinomyces*, *Nocardia*, *Actinomadura* y *Streptomyces*, que están enlistadas en la tabla 9. En las figs. 557-559 se pueden apreciar los síntomas de este tipo de micetoma y las características morfológicas de los granos que forma *N. brasiliensis*; la fig. 560 corresponde a un grano de *Actinomadura madurae* visto en corte.

Las especies de mohos que más comúnmente ocasionan el micetoma eumicótico, también mencionadas en la tabla 9, corresponden a distintos géneros de deuteromicetes y ascomicetes, de los cuales los más

Figuras 536-542. Hongos patógenos del hombre (Hyphomycetes), causantes de micosis superficiales y cutáneas.

536. Tiña negra en las palmas de las manos de un hombre adulto, causada por *Exophiala werneckii*. **537-538.** Hifas de *E. werneckii* en escamas y en tejido de la piel afectada, respectivamente, × 200. **539.** Tiña del cuero cabelludo de un niño, causada por *Microsporum canis*. × **540.** Tiña de los pies (pie de atleta) en un hombre adulto, causada por *Epidermophyton floccosum*. **541.** Tiña del cuerpo (lesiones esparcidas) en una niña, causada por *M. canis*. **542.** Tiña del cuerpo (lesión única) en una mujer adulta, causada por *M. canis*.

Figuras 543-551. Hongos patógenos del hombre, causantes de micosis superficiales y cutáneas. Con la excepción de *Pityrosporum furfur*, que es de los Blastomycetes, las especies incluidas pertenecen a los Hyphomycetes.

543. Tiña de las uñas (onicomicosis) en un hombre adulto, causada por *Trichophyton mentagrophytes*. **544.** Micelio de *Microsporum* sp., en escamas de piel infectada, × 500. **545.** Pelo con infección endotrix, causada por *T. tonsurans*, × 500. **546.** Conidióforo con microconidios de *T. tonsurans*, × 1 000. **547.** Macroconidio de *M. canis*, × 600. **548.** Hifas con células en forma de raqueta de *M. canis*, × 1 000. **549.** Conidióforo con macroconidios de *M. nanum*, × 1 000. **550.** Pitiriasis versicolor en la espalda de una mujer adulta, causada por *P. furfur*. **551.** Células gemantes de *P. furfur* obtenidas de lesiones, × 500.

Figuras 552-559. Hongos patógenos del hombre, causantes de micosis subcutáneas.

552-554. Esporotricosis en manos y brazo de mujeres adultas, causada por *Sporotrix schenckii* (Hyphomycetes). **552.** Lesión primaria. **553-554.** Lesiones diseminadas (esporotricosis linfática). **555.** Conidios (cuerpos en forma de puro) de *S. schenckii* (flecha) en tejido infectado, × 1 000. **556.** Conidióforo con conidios de *S. schenckii* dispuestos en roseta, × 1 000.

557-559. Síntomas y signos del micetoma actinomicótico, causado por *Nocardia brasiliensis* (Actinomycetes). **557.** Lesiones en una pierna de un hombre adulto. **558.** Grano obtenido de una lesión, × 80. **559.** Grano en un corte histológico de una parte afectada, × 100.

Figuras 560-566. Hongos patógenos del hombre.

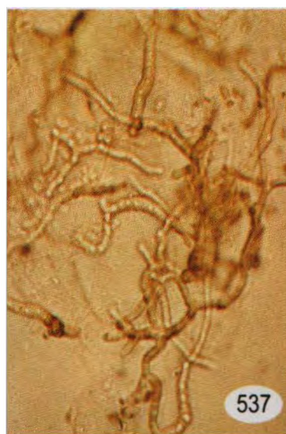
560-562. Micosis subcutáneas.

560. Grano de *Actinomadura madurae* (Actinomycetes) en un corte histológico de una parte afectada, × 80. **561.** Micetoma eumicótico en el tórax de una mujer adulta, causado por *Madurella mycetomi* (Hyphomycetes). **562.** Granos de *M. mycetomi* en un corte histológico de una parte infectada, × 60.

563-566. Micosis sistémicas; histoplasmosis causada por *Histoplasma capsulatum* (Hyphomycetes).

563. Histoplasmosis pulmonar; radiografía del tórax mostrando las zonas afectadas (flecha). **564.** Células de levadura dentro de los linfocitos de un ganglio linfático, × 750. **565.** Células de levadura dentro de los leucocitos de bazo, × 750. **566.** Conidióforos con conidios, obtenidos de la fase micelial cultivada en agar, × 300.


536


537


538


539

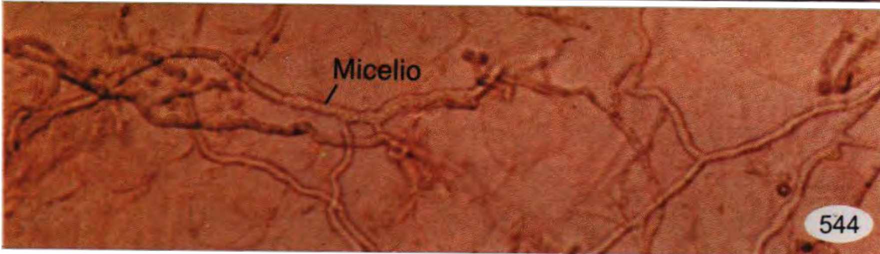

540


541


542

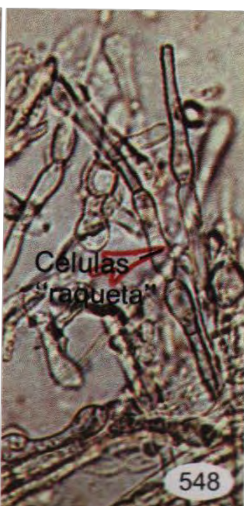

543


545


Micelio
544

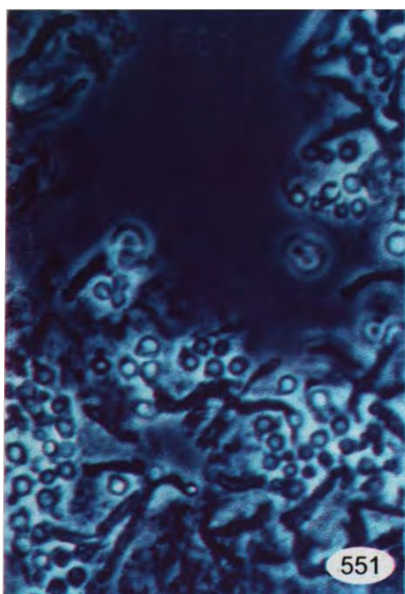

546


547


Células
"raqueta"
548


549

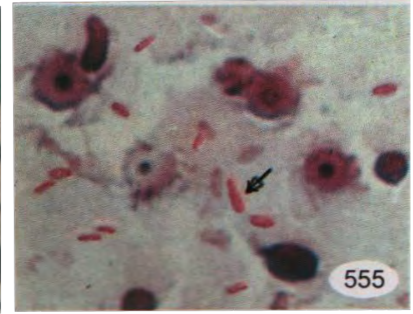

550


551

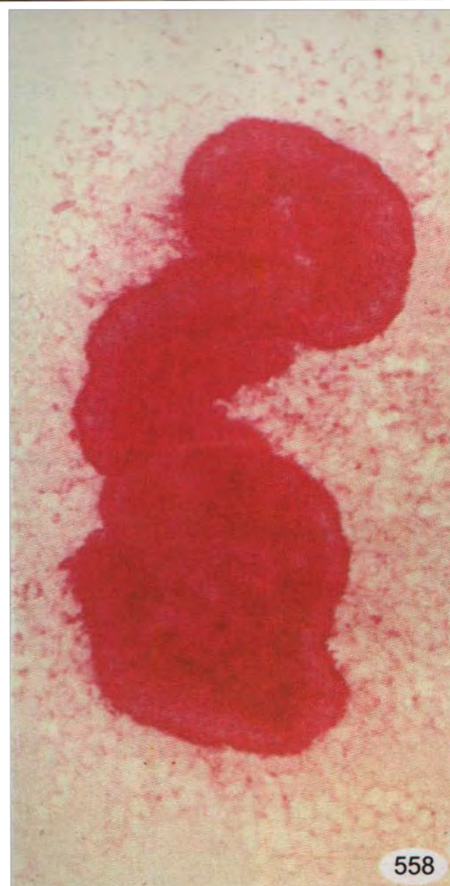

552

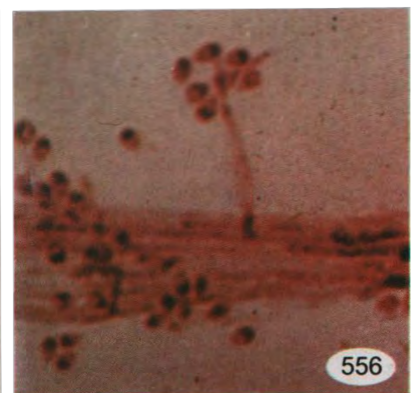

553

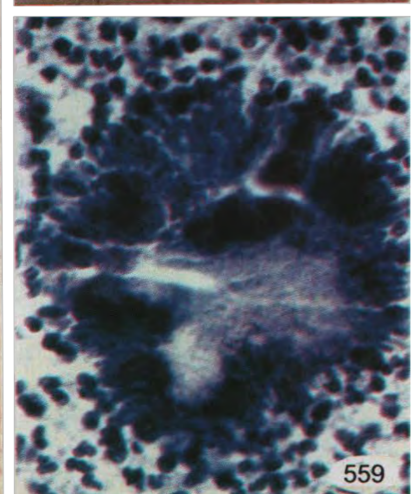

554

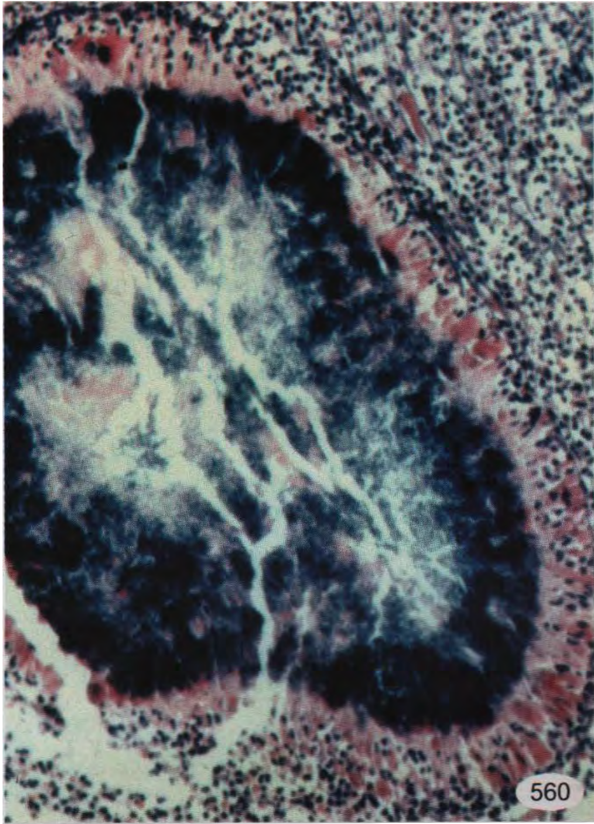

555


557

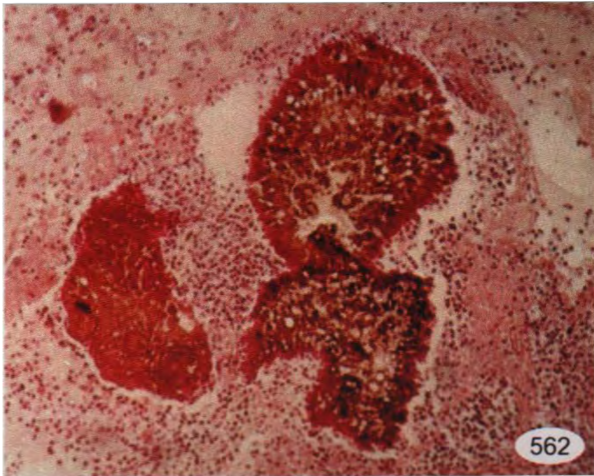

558

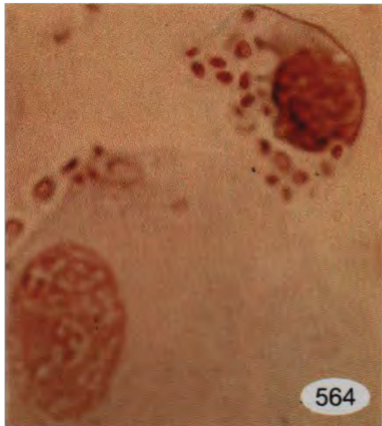

556


559

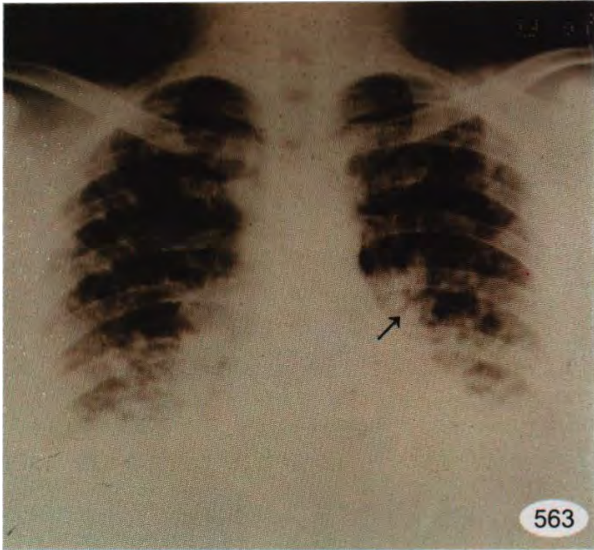

560

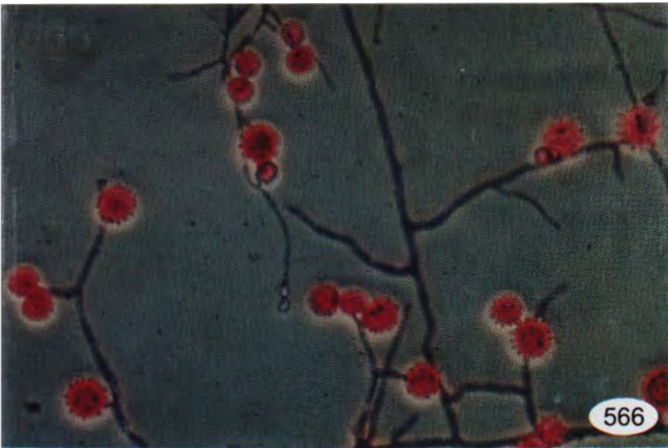

561


562


564


565


563


566

frecuentes son *Madurella*, *Phialophora* y *Petriellidium* (= *Allescheria*), este último con su fase conidial *Scedosporium apiospermum*. La fig. 561 muestra los síntomas del micetoma eumicótico causado por *M. mycetomi*, y la fig. 562 los granos de esta especie en un corte histológico.

Cromomicosis. Esta enfermedad, granulomatosa y crónica, resulta de la implantación traumática en la piel de cualquiera de varios hongos dematiáceos relacionados que provienen de fuentes exógenas tales como madera, suelo o restos vegetales, de manera que, similarmente a lo que sucede con los micetomas, la cromomicosis es una enfermedad predominante en los trabajadores agrícolas. En general, la infección permanece localizada en la piel o se extiende lentamente al tejido circundante, de manera parecida a lo que se observa en los micetomas. Frecuentemente se presenta en las extremidades inferiores, pero también puede ocurrir en otras partes expuestas del cuerpo tales como brazos, cabeza, cuello o tronco; clínicamente se caracteriza por la formación de nódulos verrugosos o placas y masas parecidas a tumores. Histopatológicamente, la epidermis y la porción capilar de la dermis están involucradas, con microabscesos que contienen principalmente leucocitos polimorfonucleares. La forma más común de la enfermedad es la llamada dermatitis verrugosa o cromoblastomicosis, en la cual se presenta una hiperplasia que se manifiesta en la formación de nódulos verrugosos, semejantes a las inflorescencias de las coliflores.

La cromomicosis es una afección de distribución mundial, aunque resulta más común en las zonas tropicales que en las templadas. La infección también ha sido encontrada en perros (figs. 519-520). Las especies de hongos que causan esta enfermedad son *Phialophora verrucosa*, *Ph. jeanselmei*, *Fonsecaea* (= *Hormodendrum*) *pedrosoi*, *F. compacta*, *F. dermatitidis* y *Cladosporium carrionii*, pertenecientes a la familia Dematiaceae de los Hyphomycetes, con hifas y esporas de colores oscuros, y dimórficas; todas ellas también presentan una apariencia semejante cuando se están desarrollando en los tejidos y exudados de los hospedantes, en donde forman unas estructuras llamadas células o cuerpos escleróticos, o células **fumagoides**, que son células levaduriformes grandes (aproximadamente de 10 μm de diámetro), redondas, de color moreno amarillento, provistas de una pared celular gruesa, a menudo septadas y arregladas en cadenas o en racimos. Se dice que estos hongos son dimórficos porque al ser aislados y cultivados en medios como el de Sabouraud dextrosa agar, o el de Mycosel agar, con cicloheximida o con cloranfenicol, no son levaduriformes, y se desarrollan en colonias miceliales, tanto a 25 como a 37 °C, de crecimiento lento, de color verde oscuro a gris o negro, con textura de fieltro, ligeramente sumergidas en el sustrto, y con el reverso negro. De las especies mencionadas, en cultivo sólo *F. dermatitidis* es levaduriforme al principio y gradualmente se vuelve filamentosa en la periferia; las demás especies no pueden ser distinguidas si solamente se consideran sus características culturales macroscópicas.

La identificación de las especies de hongos causantes de cromomicosis se basa principalmente en los modos de esporulación, que son tres: *Phialophora* presenta fiálides en forma de frasco, productoras de conidios mucilaginosos que se acumulan en masas esféricas en las bocas de las primeras; *Cladosporium* tiene conidióforos con cadenas de conidios producidos por gemación, y *Rhinocladiella* (= *Acrotheca*) forma conidióforos nodulosos sobre los que nacen hileras de conidios elongados y ovoides. Estos tres tipos pueden ocurrir simultáneamente en una misma colonia.

Ph. verrucosa sólo exhibe el tipo de esporulación de *Phialophora*. *F. pedrosoi*, el agente causal más común de cromomicosis, presenta los tres tipos, aunque puede predominar uno de ellos y este usualmente es el de *Cladosporium*. *F. compacta* también exhibe los tres modos de esporulación, algunas veces combinados en un mismo conidióforo. *F. dermatitidis* es levaduriforme y presenta una fase inicial de *Aureobasidium* (= *Pullularia*), y posteriormente pueden formarse los tres tipos de esporulación. *C. carrionii*, el segundo agente causal más común, sólo presenta el tipo de esporulación de *Cladosporium*. Esta especie patógena se distingue de las especies saprobias de *Cladosporium* por ser proteolítica y crecer lentamente a 25 y a 37 °C; las especies saprobias crecen rápidamente a 25 °C pero no a 37 °C. De lo anterior se puede ver que la identificación específica de los hongos involucrados en las cromomicosis no es tan sencilla y que aún no hay taxones claramente definidos para estos organismos.

Ficomicosis subcutáneas. Estos padecimientos son ocasionados en personas sanas, sin una aparente predisposición, casi exclusivamente en niños, en su mayoría solamente de Indonesia, África e India. El agente causal es *Basidiobolus haptosporus* (Entomophthorales), un organismo ubicuo que vive como saprobio en fragmentos de plantas en proceso de descomposición y en el tracto digestivo de muchos reptiles y anfibios de las zonas tropicales y subtropicales; puede ser cultivado en medio de Sabouraud dextrosa agar sin cicloheximida, a 37 °C. La enfermedad se caracteriza por la formación de nódulos o hinchamientos enormes, fibrosos, endurecidos, indoloros, que abarcan tejidos subcutáneos y aponeurosis, generalmente en el cuello, brazos, parte superior del pecho, ocasionalmente en la pierna, y una vez reportados en el escroto. A diferencia de las anteriores micosis subcutáneas descritas, esta condición no es iniciada por algún trauma aparente, y la piel que se encuentra sobre las lesiones permanece intacta. El hongo en los tejidos infectados aparece como escasas hifas de unos 20 μm de diámetro, envueltas por material eosinófilo. En contraste con otras ficomicosis, como las mucormicosis, no se presentan ni invasión de los vasos sanguíne-

os, ni trombosis o infartos, y generalmente el paciente se recupera espontáneamente, aunque hay unos cuantos casos de muerte reportados, debido a la invasión del intestino grueso y la pelvis.

Rinoficomicosis o rinoentomoftoramicosis. Esta es una enfermedad inflamatoria o granulomatosa crónica, generalmente restringida al tejido subcutáneo o a la submucosa nasal. Hay casos humanos registrados en África Central, Norte y Sudamérica y el Caribe. A veces hay obstrucción nasal debida a la presencia de hinchamientos o pólipos que se forman en los senos paranasales; además, los hinchamientos también se pueden presentar en la faringe y en varias partes de la cara, ocasionando deformaciones y molestias considerables. A diferencia de la ficomicosis subcutánea, causada por *Basidiobolus*, en la que los granulomas son superficiales en los músculos y bien adheridos a la piel, en la rinoficomicosis la piel se puede deslizar con los dedos sobre las lesiones. El agente etiológico, *Entomophthora* (= *Conidiobolus*) *coronata*, es un organismo habitante del suelo que ha sido encontrado como patógeno de arañas, y de termitas y otros insectos. Tanto *Entomophthora* como *Basidiobolus* pertenecen al orden Entomophthorales (Zygomycetes), grupo de hongos entomófagos que se caracterizan por liberar con fuerza sus conidios, los cuales pueden viajar distancias de hasta 30 mm. En el primer género, estos conidios tienden a germinar formando conidios secundarios y el proceso se puede repetir varias veces hasta que se agotan sus reservas; en el segundo género, los conidios se comportan como esporangios al sufrir división citoplasmática y nuclear, originando esporas internas.

Esta enfermedad también ocurre preferentemente en campesinos, que están más expuestos a la inhalación de hongos del suelo que las personas que desempeñan otras ocupaciones. La resistencia natural a la infección es alta y el agente etiológico presenta una distribución mundial, aunque la enfermedad es rara.

Lobomicosis. La lobomicosis es una infección crónica, subepidérmica, local, que se caracteriza por la presencia de lesiones nodulares, verrugosas y queloidales, o algunas veces de placas o tumores, principalmente en brazos, piernas, cara y orejas, que contienen masas de células levaduriformes de *Loboa loboi*, organismo de taxonomía incierta que no ha podido ser aislado en cultivo. No existe diseminación sistémica de la enfermedad, y ha sido encontrada sólo en el hombre y en los delfines. La ecología de este organismo levaduriforme permanece en el misterio. La mayoría de los casos de lobomicosis humana han sido en pacientes que viven en el valle del Amazonas en Brasil, y en Surinam; algunos casos han aparecido en varios lugares de Centro y Sudamérica. Todos los pacientes han sido hombres adultos trabajadores del campo. La infección inicial ocurre en el sitio de algún trauma en la piel. Las lesiones son indoloras o ligeramente pruriginosas y se restringen al tejido subepidérmico, sin penetrar en el subcutáneo y sin diseminarse internamente. La enfermedad puede ser transferida a otras áreas de la piel por medio de abrasiones subsecuentes y autoinoculación. No se presentan síntomas generalizados y las lesiones pueden desarrollarse durante largos períodos, de 30 a 40 años. No hay evidencia de que la lobomicosis se presente por influencia de factores predisponentes.

Rinosporidiosis. Esta es una infección del tejido mucocutáneo, principalmente de la nariz y de la conjuntiva, causada por *Rhinosporidium seeberi* (figs. 517 y 518), hongo que tampoco ha podido ser cultivado y su clasificación es imprecisa. La presencia de pólipos pedunculados, tumores, papilomas o lesiones parecidas a verrugas hiperplásicas, muy vascularizadas y frágiles, caracteriza a este tipo de micosis. Raramente puede haber otras áreas afectadas (ano, pene, vagina, orejas, faringe y laringe).

La presencia de estructuras similares a esporangios multisporados (esférulas, con unas 16 000 esporas), provistos de una pared compuesta por celulosa y quitina, y una sustancia grasa de reserva en las esporas (estado trófico) de este organismo, ha sugerido que se trata de un miembro de Olpidiaceae o de Synchytriaceae, en los Chytridiales. Aún no se ha demostrado la existencia saprobia de *Rh. seeberi*, aunque es probable que habite un medio acuático como lo hacen los Chytridiales. Muchos casos de rinosporidiosis han sido ligados al hecho de que los pacientes frecuentemente se bañaban o trabajaban en lugares con agua dulce estancada. En los lugares áridos, la mayoría de las infecciones son oculares y se ha postulado el viento como el vector del inóculo. La mayor parte de los casos conocidos son de India y Ceilán; también ocurren en Brasil, Argentina y muchas otras partes del mundo.

El modo exacto de infección es desconocido, pero se supone que una herida inicial es un factor predisponente. Igual que con la lobomicosis, la rinosporidiosis puede ser transferida a partes adyacentes a la lesión inicial por medio de autoinoculación con las esporas exudadas de la misma. Existen pocos casos de rinosporidiosis diseminada, con esférulas que infectan el bazo, el hígado, los pulmones y otras vísceras, además de haber sido encontradas en el cerebro, la sangre y la orina.

MICOSIS SISTÉMICAS

Este grupo de enfermedades se distingue de las aquí descritas porque generalmente se inician en los pulmones (con las excepciones anotadas más adelante) y tienen una marcada tendencia a diseminarse a otras partes del cuerpo; con frecuencia la infección pulmonar es transitoria y no fácilmente demostrable. Los hongos que causan estas infecciones son en su mayoría dimórficos, es decir, en condiciones naturales viven como saprobios en el suelo, comúnmente restringidos a un nicho ecológico particular, produciendo micelio y esporas similares a los de muchos otros hongos. Sin embargo, cuando sus esporas son inhaladas o introducidas por otros mecanismos en el cuerpo del hombre y otros animales, estos hongos son capaces de adaptarse y crecer transitoriamente en este medio contranatural, adoptan el aspecto de levaduras y cambian su metabolismo, la constitución y estructura de la pared celular, sus sistemas enzimáticos y sus métodos de reproducción. Estos hongos dimórficos, como la mayoría de los hongos en general, son saprobios, aerobios, requieren de humedad ambiente elevada para su desarrollo, su pH óptimo de crecimiento es ligeramente ácido, y la temperatura más favorable para su desarrollo oscila entre 18 y 25 °C. No obstante, las condiciones prevalecientes en los tejidos humanos difieren de las óptimas mencionadas, ya que hay menos oxígeno, el pH es ligeramente alcalino en la mayor parte de los tejidos, la concentración de CO_2 es más elevada de la que se presenta en la atmósfera, y la temperatura es de 37.5 °C. De aquí que la capacidad de un hongo para invadir los órganos internos del hombre y de los animales superiores depende de su potencial de adaptación a situaciones ambientales diferentes a las que prevalecen en los lugares donde dicho hongo vive como saprobio. Aparentemente, y para fortuna del hombre como hospedante, este potencial de adaptación al parasitismo está restringido a relativamente pocas especies de hongos de entre las miles que existen.

Se reconocen dos categorías de micosis sistémicas, que son delineadas por la interacción de dos factores: la virulencia inherente del hongo y la condición del hospedante. En la primera categoría se incluyen las enfermedades ocasionadas por hongos patógenos verdaderos, con una inherente virulencia, que tienen la capacidad de originar un proceso patológico en un hospedante sano cuando el inóculo es lo suficientemente grande; *Histoplasma*, *Coccidioides*, *Blastomyces* y *Paracoccidioides* son los géneros de hongos hifomicetes responsables de este tipo de enfermedades (respectivamente ocasionan histoplasmosis, coccidioidomicosis, blastomicosis y paracoccidioidomicosis). En la segunda categoría quedan incluidas las llamadas micosis oportunistas porque los organismos involucrados son de baja virulencia y la producción de la enfermedad depende de que la resistencia a la infección en el hospedante haya sido disminuida por varios factores; los agentes etiológicos que comúnmente provocan infecciones oportunistas son *Candida*, *Cryptococcus* (blastomicetes), *Aspergillus* (hifomicete) y *Mucor* (cigomicete), que respectivamente causan candidiasis, criptococosis, aspergilosis y mucormicosis. Una característica común a todas las micosis sistémicas es que no son contagiosas de persona a persona, excepto en ciertas formas de candidiasis mucocutáneas.

Histoplasmosis. *Histoplasma capsulatum* (cuya fase sexual corresponde a *Emmonsiella capsulata*, un plectomicete) es un hongo dimórfico (moho ↔ levadura) que abunda en algunos suelos, especialmente en aquellos contaminados con los excrementos de ciertas aves (mirlos y pollos) o de murciélagos. La infección se adquiere casi exclusivamente por medio de la inhalación de esporas o fragmentos miceliales del hongo suspendido en el polvo. El proceso patológico puede ser agudo y benigno, crónico, o progresivo y letal. *H. capsulatum* ataca primariamente a los macrófagos de sangre periférica en la médula ósea, los ganglios linfáticos, el bazo, el hígado y los pulmones. La fig. 563 es una radiografía de tórax que muestra las zonas pulmonares afectadas por una infección primaria. Además, también pueden ser atacadas otras partes del cuerpo (riñones, sistema nervioso central, piel y mucosas oral e intestinal). El patógeno se encuentra intracelularmente en macrófagos, a menudo en gran número, como células levaduriformes con pocos brotes (figs. 564-565) que pueden ser teñidas con varios colorantes (hematoxilina y eosina, o Giemsa). Esta fase de levadura puede ser obtenida en cultivo en infusión de cerebro-corazón-sangre agar, incubando a 37 °C. Si el aislamiento se mantiene a 25 °C se desarrollan las colonias miceliales, blancas y algodonosas, productoras de macro y microconidios característicos (fig. 566). La conversión de la fase micelial en la de levadura, lograda en medios de cultivo o en animales de laboratorio inoculados, constituye un método útil para determinar si se trata o no de *H. capsulatum*, cuando se tienen aislamientos de identidad incierta.

Coccidioidomicosis. El agente causal de esta enfermedad es *Coccidioides immitis*, un hongo que vive como saprobio en el suelo, cuyas numerosas esporas (artrosporas) son diseminadas por el viento en el polvo que es inhalado por las víctimas potenciales. La distribución geográfica de este hongo está marcadamente limitada a ciertas regiones áridas o semiáridas del sudoeste de Estados Unidos de América y noroeste de México, por lo que la coccidioidomicosis es endémica de estos lugares. Es frecuente que este hongo se desarrolle en los suelos poblados por arbustos de

la gobernadora (*Larrea tridentata*).

C. immitis es dimórfico. En su fase parasítica, como se ve en cortes histológicos o en pus, desarrolla esférulas que contienen esporas redondas; al romperse las esférulas, las esporas liberadas crecen y se transforman en más esférulas, pero antes pasan por formas intermedias, no esporulantes, similares a las formas no gemantes de *B. dermatitidis*, el causante de la Blastomicosis. En los medios de cultivo usuales para hongos patógenos del hombre, *C. immitis* crece en forma de micelio productor de cadenas de artrosporas o clamidosporas, que alternan con células vacías (fig. 569). Debido a la gran cantidad de artrosporas producidas, por precaución, este hongo debe ser cultivado en tubos y no en cajas de Petri.

La coccidioidomicosis aparece en dos formas: una infección respiratoria, aguda, que se autolimita, y otra que puede ser la secuela ocasional de la primera, crónica, progresiva y generalmente fatal, que llega a afectar la piel, los huesos, las articulaciones, los ganglios linfáticos, las glándulas suprarrenales y el sistema nervioso central (fig. 567).

Blastomicosis. Esta enfermedad, también llamada Blastomicosis norteamericana por encontrarse principalmente en Norteamérica, es causada por *Blastomyces dermatitidis* (cuyo estado sexual es *Ajellomyces dermatitidis*, un plectomicete), hongo dimórfico que vive en el suelo en su fase micelial saprobia y que puede entrar al cuerpo humano por vía pulmonar al ser inhaladas las esporas (microaleuriosporas) junto con el polvo. La lesión primaria pulmonar pasa a menudo inadvertida, y de ella el patógeno se disemina hematógenamente a otras partes del cuerpo. Existen tres formas clínicas de blastomicosis: pulmonar, sistémica y cutánea.

La forma pulmonar puede ser una infección respiratoria leve de pocas consecuencias, o ir agravándose gradualmente; como la sintomatología es muy parecida a la de la tuberculosis y a la de varias micosis sistémicas, es frecuente que el diagnóstico obtenido sea erróneo y, consecuentemente, el tratamiento no resulte adecuado, lo que permite la diseminación del patógeno a otros tejidos del cuerpo (piel, huesos, sistema nervioso central, próstata, tracto gastrointestinal). La blastomicosis cutánea es la forma más común de la enfermedad; las lesiones granulomatosas, supurativas, aparecen en las partes expuestas del cuerpo, particularmente cara, manos, pies y tobillos. La forma parasítica de *B. dermatitidis*, que puede ser demostrada fácilmente en los microabscesos y en las úlceras de las lesiones, consiste en células levaduriformes multinucleadas, cuyos brotes presentan una base ancha. En cultivo en sangre agar a 37 °C también se desarrolla como levadura, pero en Sabouraud dextrosa agar a 21-25 °C el hongo adquiere su forma micelial productora de conidios. La identificación de un cultivo como *B. dermatitidis* debe basarse en la demostración de su naturaleza dimórfica; esto se puede hacer por medio de la inoculación intraperitoneal de ratas o hámsteres con una suspensión de fragmentos miceliales, para producir lesiones donde se encuentre la fase parasítica levaduriforme.

Paracoccidioidomicosis. A esta micosis también se le conoce como blastomicosis sudamericana debido a su ocurrencia, casi exclusiva, en los países de América del Sur (raramente aparece en Centroamérica, México y el Caribe). Se ha sugerido que el agente causal, *Paracoccidioides brasiliensis*, también infecta al hombre por vía pulmonar como sucede con la histoplasmosis, la coccidioidomicosis y la blastomicosis. Los signos visibles de esta infección son las lesiones mucocutáneas, particularmente en la boca, y una diseminación linfática. En la forma sistémica de la enfermedad puede haber lesiones en la piel, el tracto gastrointestinal, los pulmones, el hígado y otros órganos.

Las fases saprobia y parasítica de *P. brasiliensis* son similares a las de *B. dermatitidis*, pero las células gemantes tienen el triple de tamaño y típicamente presentan gemación multipolar. La determinación específica también debe obtenerse sólo después de confirmar la reversión de las fases micelial y levaduriforme, siguiendo el mismo método que con *B. dermatitidis*.

Candidiasis o candidosis. Anteriormente a esta enfermedad se la denominaba moniliasis, debido a la determinación equivocada del agente causal (*Monilia* es un género totalmente diferente a *Candida*). La candidiasis es generalmente una infección superficial, aunque problemática, de la piel, especialmente de las áreas intertriginosas (perianal, inframamaria, etc.) o de la cara (figs. 574-575); de las uñas (oniquia) y de los tejidos adyacentes (paroniquia), y de la mucosa de la boca (algodoncillo, figs. 572-573), de la faringe y de la vagina. El agente etiológico principal es *Candida albicans* (figs. 570-571), aunque otras especies tales como *C. tropicalis*, *C. parapsilosis*, *C. guilliermondii*, *C. pseudotropicalis*, *C. krusei* y *C. stellatoidea* pueden en raras ocasiones provocar la enfermedad. Todas estas especies de *Candida* son levaduras con una distribución mundial y generalmente viven como comensales en el cuerpo humano, formando parte de la microbiota normal del tracto gastrointestinal y urogenital de cualquier persona. Solamente bajo ciertas condiciones que ocasionan la degradación de los mecanismos de defensa del organismo, estas levaduras comensales (también llamadas endógenas) se vuelven invasivas y ponen en peligro la vida del individuo. Recientemente, la candidiasis ha aumentado de manera considerable debido al advenimiento de los procesos terapéuticos modernos, especialmente el uso de inmunosupresores después de realizar trasplantes u otro tipo de operaciones en el corazón; a menudo, el resultado es el de las infecciones válvulares.

La candidiasis sistémica también se puede desencadenar en pacientes con enfermedades debilitantes (cáncer, diabetes mellitus) o sometidos a un trata-

miento prolongado con corticosteroides o antibióticos de amplio espectro; las personas con desórdenes renales o hepáticos corren el mismo riesgo. Uno de los efectos de los agentes antibióticos es la reducción de las poblaciones de microorganismos competidores de *Candida* en el tracto intestinal, de manera que la última puede proliferar y tornarse patógena. Probablemente, los antibióticos, particularmente las tetraciclinas, pueden irritar las células epiteliales del intestino, lo que, aunado al daño causado por las endotoxinas de *Candida* en las membranas mucosas, hacen al hospedante más susceptible al ataque del patógeno, que puede entonces entrar a la corriente sanguínea y causar una infección sistémica. Una vez en la sangre o en la linfa, las células de *Candida* son normalmente fagocitadas y algunas destruidas, pero las tetraciclinas y los corticosteroides reducen la eficiencia tanto de la fagocitosis como de la subsecuente destrucción de las levaduras dentro de los fagocitos. Por estas razones, *Candida* es un invasor secundario potencialmente patógeno, que puede ocasionar serios daños a las personas que reciben una terapia intensa y prolongada para el tratamiento de las infecciones bacterianas.

C. albicans y las otras especies de *Candida* son organismos dimórficos, capaces de alternar entre una fase normal levaduriforme y una fase filamentosa, dependiendo de las condiciones ambientales. En casi todos los casos de candidiasis severa (sistémica) el hongo aparece en su forma filamentosa dentro de los tejidos (seudohifas y células gemantes aisladas).

La identificación de las especies a que corresponden estas levaduras no sólo se basa en la morfología macro y microscópica, sino también en pruebas fisiológicas y bioquímicas que se hacen con los cultivos aislados. Todas las especies de *Candida* mencionadas pueden ser aisladas en Sabouraud dextrosa agar o en Mycosel agar, aunque *C. tropicalis* crece muy lentamente. La formación de clamidosporas en harina de maíz-tween agar distingue a *C. albicans* y *C. stellatoidea* de las otras especies; además, ambas producen tubos germinales a partir de las células levaduriformes cuando estas son incubadas en suero de sangre (humana, de caballo, de becerro o de conejo) durante 3 horas a 37 °C. La distinción entre estas dos especies se obtiene por pruebas de asimilación y fermentación de diversas fuentes de carbono y otras pruebas diferenciales.

Criptococosis. Esta es una enfermedad subaguda o crónica que más frecuentemente se manifiesta en síntomas de meningitis o abscesos cerebrales, pero también pueden ser atacados otros órganos (piel, hueso, pulmones). Las formas clínicas son criptococosis pulmonar, del sistema nervioso central, cutánea y mucocutánea, ósea y visceral. La infección es adquirida por inhalación de polvo que contenga las células levaduriformes de *Cryptococcus neoformans* (cuyo estado sexual corresponde a *Filobasidiella neoformans*, un heterobasidiomicete), organismo ubicuo en el suelo, particularmente en el que está enriquecido con los excrementos de aves (gallinas, palomas y pichones). No existe una localización geográfica particular.

En los tejidos invadidos y en cultivo, *C. neoformans* se desarrolla como células generalmente unigemantes rodeadas de una cápsula mucilaginosa ancha (fig. 576), que puede ser puesta de manifiesto utilizando una tinción negativa con tinta china. La determinación de la especie requiere de algunas pruebas de laboratorio, por ejemplo la ausencia de hifas o seudohifas en harina de maíz-tween agar, un buen crecimiento a 25 y a 37 °C, ureasa positiva y asimilación negativa del KNO_3, entre otras.

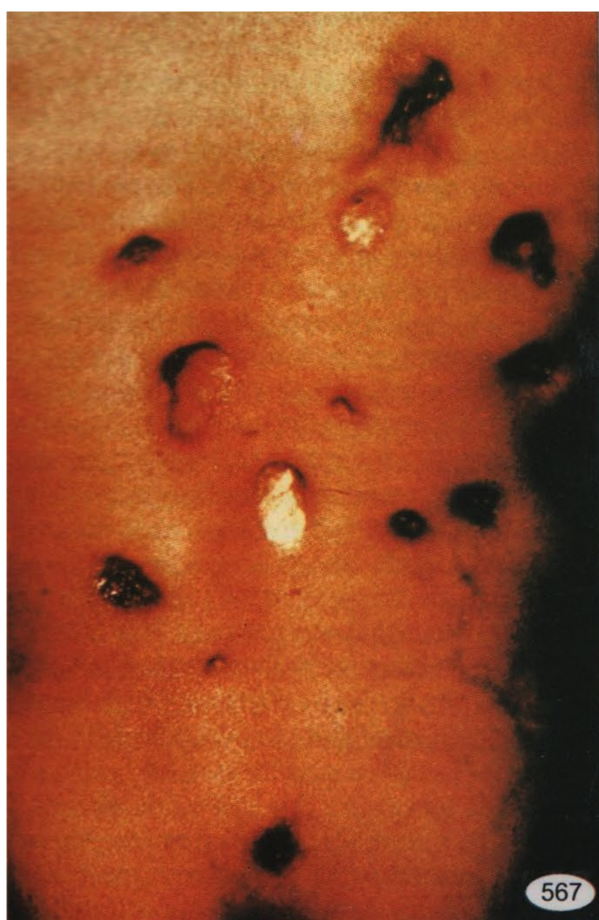
Aspergilosis. Las aspergilosis incluyen una gama de enfermedades ocasionadas por varias especies de *Aspergillus*, principalmente *A. fumigatus*, *A. niger* y *A. flavus* que, como invasores oportunistas, causan infecciones secundarias en pacientes con enfermedades malignas, especialmente el linfoma, en las que la aspergilosis resulta fatal, y en pacientes sujetos a terapia prolongada con corticosteroides o sustancias antimicrobianas. Los síntomas pueden ser agudos (bronconeumonía) o crónicos (tuberculoides) y la patología varía desde la formación de abscesos a la inflamación crónica y necrosis. La mayoría de las aspergilosis sistémicas afectan el sistema broncopulmonar. La llamada bola fúngica es comúnmente formada por *A. fumigatus* y *A. niger* en cavidades pulmonares preexistentes y es más o menos localizada (no invasiva). También hay aspergilosis alérgica, o eosinofilia pulmonar, que resulta del crecimiento saprobioico de los hongos en el tracto respiratorio de un individuo alérgico. Las aspergilosis sistémicas atacan muy diversas partes del cuerpo (corazón, aorta, cerebro, senos nasales y frontales). Algunas especies de *Aspergillus* (*A. terreus*, *A. flavus*, *A. versicolor*) pueden estar implicadas en micetomas, onicomicosis, otomicosis (especialmente *A. niger*), queratitis (inoculación traumática, particularmente con las especies del grupo *A. glaucus*) y como agentes del asma en ciertos individuos alérgicos.

Los aspergilos aparecen en los tejidos infectados como hifas septadas, algunas veces formando conidióforos característicos de la especie. Los aislamientos de estos hongos se obtienen en varios medios pero se debe evitar la incorporación de cicloheximida, a la qe son sensibles. La identificación de las especies se logra después de un cuidadoso estudio de las características microscópicas de los conidióforos y conidios.

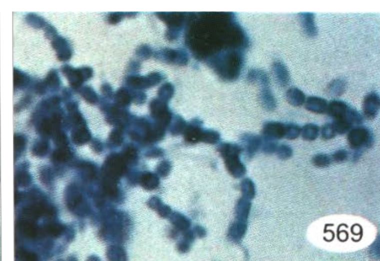
Mucormicosis. El tipo más frecuentemente registrado de mucormicosis es el rinocerebral, que se inicia como una infección de los senos paranasales de donde se disemina a las áreas orbitales, el cerebro y las meninges, generalmente ocasionando la muerte. La invasión pulmonar es considerada secundaria en importancia respecto a la anterior. También hay mucormicosis subcutáneas localizadas, gastrointestinales y

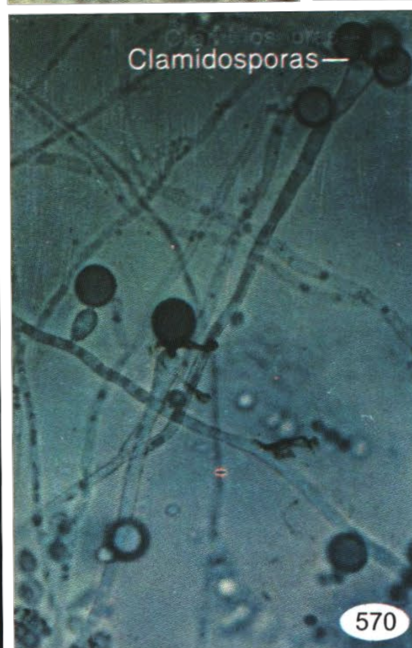
Figuras 567-576. Hongos patógenos del hombre, causantes de micosis sistémicas.

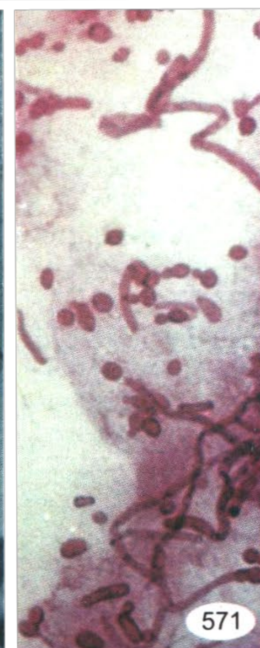
567. Coccidioidomicosis en la espalda de un hombre adulto, causada por *Coccidioides immitis* (Hyphomycetes). **568.** Esférula de *C. immitis* procedente de tejido afectado, × 485. **569.** Conidios de *C. immitis* obtenidos de la fase micelial cultivada en agar, × 300. **570-575.** Estructuras de *Candida albicans* (Blastomycetes) y algunas de las lesiones que ocasiona. **570.** Micelio y clamidosporas, obtenidos de un cultivo en agar, × 500. **571.** Seudomicelio y células gemantes aisladas, en escamas de piel infectada, × 500. **572.** Candidiasis de la lengua ("algodoncillo") de un niño. **573.** Candidiasis oral en un niño. **574.** Candidiasis granulomatosa en la cara de un niño. **575.** Candidiasis granulomatosa en la región inguinal de un niño. **576.** Células de levadura de *Cryptococcus neoformans* {Blastomycetes), obtenidas del líquido cefalorraquídeo de un paciente con criptococosis. Nótese la cápsula que rodea a cada célula; el fondo negro se debe a la tinción negativa.


567

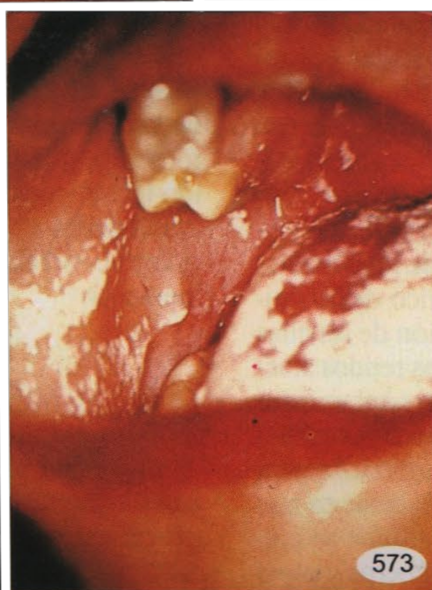

568


569


Clamidosporas
570


571


572


573


574


575


Cápsula
576

diseminadas, estas últimas generalmente fulminantes y fatales. Los agentes causales más comunes son los Mucorales que pueden crecer bien a 37 °C, pertenecientes a las especies *Rhizopus oryzae*, *Rh. arrhizus* (figs. 144-148) y *Absidia corymbifera*; entre los patógenos raros están varias especies de *Mucor*, como *M. circinelloides*, *M. pusillus* y *M. racemosus* (figs. 123-128).

Aparentemente, las mucormicosis siempre se establecen en un hospedante que tenga disminuidas sus defensas, por ejemplo en casos de diabetes mal controladas, leucemias y otras enfermedades debilitantes, así como alteraciones causadas por terapia con esteroides o antimicrobianos. Entre los factores predisponentes de la mucormicosis gastrointestinál están la desnutrición y la amebiasis; la invasión subcutánea generalmente ocurre en sitios de fracturas, quemaduras o heridas.

Debido a la amplia distribución de los Mucorales en la naturaleza, para el diagnóstico de las mucormicosis es esencial la demostración de las hifas características de estos hongos en los tejidos afectados, ya que pueden aparecer como contaminantes tanto de los especímenes patológicos examinados como de los medios de cultivo utilizados para hacer los aislamientos; estos deben hacerse en medios sin cicloheximida porque esta inhibe su crecimiento. La determinación de los géneros y especies se realiza con base en el estudio microscópico de las estructuras esporíferas (esporangióforos, esporangios y esporas). Las hifas de estos hongos se distinguen, aun dentro de los tejidos infectados, por ser cenocíticas o raramente septadas, más anchas que las de otros tipos de hongos (la mayoría de 10-15 µm), variables en diámetro, a menudo torcidas y con ramas dispuestas al azar o en ángulos irregulares, frecuentemente perpendiculares.

MICOSIS RARAS

Además de las micosis descritas en los párrafos anteriores, existe ocasionalmente una serie de infecciones causadas por una variedad de hongos que viven como saprobios en el suelo y cuyas esporas son diseminadas por el viento. La mayoría de los registros acerca de estas micosis raras no son válidos o por lo menos resultan dudosos. En los casos en que los agentes etiológicos han sido científicamente demostrados, los procesos patológicos han ocurrido por la acción de los llamados hongos oportunistas, como algunos de los ya mencionados (*Aspergillus*, *Candida*, etc.); así, han sido reportadas micosis causadas por muchos otros hongos saprobios, como *Torulopsis glabrata* (torulopsosis), *Geotrichum candidum* (geotricosis), *Penicillium commune* (peniciliosis), *Cladosporium bantianum* (cladosporiosis) y otros (ver tabla 9). Las circunstancias generalmente relacionadas con este tipo de infecciones se deben a procedimientos de la medicina moderna e incluyen algún rompimiento en las barreras del hospedante, como son la cirugía de trasplantes o la aplicación de catéteres, el uso (y a veces abuso) de esteroides, drogas inmunosupresoras o citotóxicos (anticancerosos). Las enfermedades causadas por oportunistas no sólo incluyen los hongos como agentes etiológicos, sino también bacterias, protozoarios y virus. Ha resultado paradójico que mientras las enfermedades contagiosas han sido controladas, hasta cierto punto, por medidas higiénicas adecuadas, han ido incrementándose las enfermedades infecciosas ocasionadas por microorganismos oportunistas, que en condiciones normales son saprobios o comensales.

TERAPIA

Este es un breve resumen acerca de los principales compuestos quimioterapéuticos y algunos procedimientos médicos que se utilizan para curar o para tratar de contrarrestar los efectos patológicos que ocasionan los hongos en el hombre. Se sigue el mismo orden de las micosis según la profundidad anatómica de la invasión.

La pitiriasis versicolor y la tiña negra (micosis superficiales) son tratadas con agentes **queratolíticos** (como el ácido salicílico) adicionados con fungicidas (como el hiposulfito de sodio o el sulfuro de selenio); la piedra blanca y la piedra negra (superficiales) pueden ser eliminadas simple y efectivamente cortando o rasurando los pelos afectados, aunque también se utilizan fungicidas tópicos (bicloruro de mercurio, ácidos benzoico y salicílico, azufre y formalina). La mayoría de las dermatofitosis son más eficientemente tratadas con griseofulvina administrada por vía oral; algunas infecciones son curadas tópicamente con queratolíticos y con tiabendazole, haloprogina o tolnaftato. De las micosis subcutáneas, la esporotricosis es principalmente tratada con ioduro de potasio por vías oral y tópica, y en algunos casos de esporotricosis linfática, pulmonar o sistémica se ha empleado anfotericina B. Los micetomas actinomicóticos son atacados con drogas antibacterianas como penicili-

nas, sulfadiazina y sulfonamidas, y los micetomas eumicóticos con anfotericina B o con nistatina. La cromomicosis verrugosa es más confiablemente tratada con cirugía de extirpación, electrodesecación o criocirugía, así como con fungicidas tópicos (dimetilditiocarbamato de sodio o tiabendazole) o sistémicos (anfotericina B). La cirugía de extirpación y las sulfas son aplicables al tratamiento de la lobomicosis y de la rinosporidiosis. Las micosis sistémicas son principalmente tratadas con antibióticos, antifúngicos sistémicos (anfotericina B, nistatina, saramicetina), a veces aplicando además procedimientos quirúrgicos. Desafortunadamente, muchas de las micosis sistémicas son generalmente fatales a pesar de la terapia, por lo que es constante la búsqueda de nuevos y mejores agentes quimioterapéuticos.

La información contenida en los capítulos correspondientes a los hongos patógenos de las plantas, de los animales y del hombre es solamente un resumen de las enfermedades más importantes que los hongos pueden causar a varios miembros de los reinos vegetal y animal, pero de ninguna manera cubre todo este campo del conocimiento. Se ha intentado mostrar que los hongos son importantes para otras formas inferiores de vida, como algas, protozoarios, nemátodos e insectos, y que, además, tienen un gran significado para el bienestar y la supervivencia de varios animales superiores, incluyendo al hombre.

Capítulo 15

Hongos Tóxicos

Micotoxinas, Micotoxicosis y Micetismos

INTRODUCCIÓN

Las micotoxinas son toxinas de origen fúngico, es decir, sustancias tóxicas producidas por hongos.

Las micotoxicosis son intoxicaciones o enfermedades producidas por la ingestión de micotoxinas en alimentos que han sido invadidos por micromicetes o mohos toxígenos.

Los micetismos son intoxicaciones o envenenamientos causados por la ingestión de hongos del tipo de los macromicetes, como las setas.

En las micotoxicosis la cantidad de hongo consumido es mínima, por lo que el trastorno en el hombre o en los animales es causado casi exclusivamente por la toxina liberada en el sustrato utilizado como alimento, de manera que si con este se consume algo de micelio y de esporas del hongo tóxico, es en una proporción insignificante. En cambio, en el caso de los micetismos el efecto tóxico se produce por la ingestión del hongo mismo, ya sea directamente o bien mezclado con los alimentos pero en una proporción importante.

Los antibióticos producidos por los hongos, como la penicilina y la cefalosporina, entre otros muchos, son también micotoxinas en sentido amplio de la palabra; pero en sentido estricto, son sustancias producidas por microorganismos que resultan tóxicas para diversos microbios, en tanto que las micotoxinas y, en general, las toxinas microbianas, son compuestos tóxicos para el hombre, los animales y las plantas producidos por hongos u otros microorganismos.

MICOTOXICOSIS

Las principales micotoxicosis son las siguientes:

• Micotoxicosis producidas por especies del género *Aspergillus*. La mejor conocida es la aflatoxicosis, ocasionada por las toxinas, denominadas aflatoxinas, de *A. flavus* y *A. parasiticus*, principalmente (figs. 577-580). Las aflatoxinas primeramente estudiadas fueron designadas B1, B2, G1 y G2, debido a su fluorescencia azul (del inglés blue, azul, para las designadas B) o verde (del inglés green, verde, para las designadas G), respectivamente, en placas de cromatografía en placa fina. Posteriormente fueron descubiertas aflatoxinas secundarias y también toxinas diferentes, en las especies antes mencionadas, así como en otras especies del grupo de *A. flavus* (el nombre de aflatoxinas deriva de afta, que se refiere al grupo de hongos que las produce).

La aflatoxicosis fue descubierta en 1960, cuando se presentó en Inglaterra una enfermedad entonces desconocida que ocasionó la muerte de 100 000 pavitos y de un cierto número de otras especies de aves domésticas. La enfermedad fue denominada enfermedad X de los pavos y se supuso en un principio que era ocasionada por un virus. Después de las investigaciones necesarias se llegó a la conclusión de que había sido el alimento utilizado el responsable de la muerte de las aves, debido a que fue preparado con cacahuates que contenían aflatoxinas. Se comprobó también que dicho alimento estaba muy contaminado por el hongo productor de estas toxinas, *A. flavus*, que se desarrolla con frecuencia en cacahuates y otras semillas almacenadas en condiciones propicias para el crecimiento de mohos, muchos de ellos toxígenos, como el mencionado.

Se ha demostrado que gran número de animales,

además de los pavos, son afectados por las aftatoxinas en mayor o menor grado (figs. 527-531). Cantidades muy pequeñas de estas toxinas, cuando son consumidas con los alimentos, producen lesiones en varios órganos internos, principalmente en el hígado (hepatotoxicosis), en el que pueden desarrollarse tumores cancerosos o hepatocarcinomas. Se considera que las aflatoxinas son las sustancias cancerígenas más activas que se conocen. La mayor parte de las aflatoxinas ingeridas por los animales es acumulada en el hígado, pero cierta cantidad se conserva en otros órganos y el resto es expulsado con las materias fecales o la orina; en las hembras de los mamíferos, son excretadas con la leche sustancias tóxicas derivadas de las toxinas ingeridas (las llamadas aflatoxinas M, del inglés milk, leche). Debido a esto, es muy importante el control sanitario de los animales productores de carne y de leche.

Entre los animales muy susceptibles a las aflatoxinas están la trucha arco iris y los patitos. Cuando la rata blanca ingiere alimentos que contienen aflatoxinas en proporción de 15 partes por millón (15 mg de toxina en 1 000 g de alimento), queda expuesta a desarrollar hepatocarcinomas en un porcentaje cercano al 100% de los individuos. Los cerdos pequeños, las marranas preñadas, las terneras, los cerdos de engorda, el ganado bovino adulto y los borregos son sensibles al daño de las aflatoxinas en el orden en que aquí son citados, de manera que los borregos son los más resistentes a la acción de las aflatoxinas.

En el hombre no se tienen suficientes datos directos de los efectos de las aflatoxinas debido a la dificultad para exponerlo en forma experimental al riesgo de ingerir alimentos que contengan la sustancia tóxica. No obstante, se ha comprobado que en los países donde se acostumbra consumir alimentos enmohecidos, en muchos de los cuales se ha registrado la presencia de aflatoxinas, la incidencia de cáncer del hígado es muy alta. Esto sucede, por ejemplo, en algunas regiones de África, de la India y del sudeste de Asia, entre otros. Además, se ha observado que en algunas de estas regiones se desarrollan hepatocarcinomas, aun en lactantes cuyas madres se alimentan con maíz, arroz, cacahuate, mijo o algún otro producto que contenga aflatoxinas, de lo cual se deduce que cierta cantidad de estas, o de sus derivados, es excretada en la leche y, eventualmente, puede provocar el cáncer de los niños de pecho.

Otras especies del género *Aspergillus*, cuyas toxinas ocasionan micotoxicosis, son: *A. ochraceus* (figs. 581-582), *A. versicolor*, *A. clavatus* (figs. 188- 190), *A. oryzae*, *A. glaucus* (fig. 577) y *A. fumigatus*. Estos hongos se desarrollan en granos y otros alimentos almacenados, produciendo en ellos varios compuestos tóxicos, entre los cuales uno de los mejor conocidos es la ocratoxina de *A. ochraceus*, que es capaz de provocar hepatotoxicosis y nefrotoxicosis en pollos, cerdos y otros animales, así como aborto en el ganado bovino y en cerdos, y hasta la muerte en ratas y patitos, usados con el propósito de demostrar experimentalmente la acción de esta toxina. La esterigmatocistina de *A. versicolor* y los compuestos tóxicos de *A. clavatus*, *A. oryzae*, *A. glaucus* y *A. fumigatus* pueden eventualmente ser la causa de intoxicaciones leves o de diverso grado de severidad. Por otra parte, algunos de ellos han sido utilizados como antibióticos, por ejemplo la fumagilina, de la última especie mencionada, que en ocasiones se recomienda en la terapéutica como amebicida; además, esta especie es patógena del hombre y de los animales domésticos: es el principal agente etiológico de la aspergilosis.

• Micotoxicosis producidas por especies del género *Penicillium*. En la mayoría de los casos, estas intoxicaciones son ocasionadas en el hombre y los animales domésticos principalmente por la ingestión de granos almacenados contaminados con especies toxígenas de este género.

Las principales especies que producen este tipo de micotoxicosis son: *P. islandicum* (figs. 583-584), cuyas toxinas, luteosquirina, cicloclorotina y eritrosquirina, han sido consideradas como probablemente hepatotóxicas y carcinógenas; *P. viridicatum* y *P. citrinum* (figs. 585-586) ocasionan nefrotoxicosis, sobre todo en cerdos, debido a la producción de la toxina denominada citrinina; el mismo *P. viridicatum*, así como *P. charlesii*, *P. terrestre* y P. *cyclopium* (figs. 587-588) que producen, respectivamente, las toxinas ácido viridicático, ácido carólico, ácido terréstrico y ácido ciclopiazónico y penitrem, son responsables de la aparición de cardiotoxicosis.

P. toxicarium, cuando se desarrolla en el arroz y otros alimentos, produce una toxina que causa síntomas semejantes al beriberi (este último debido a dietas deficientes en vitamina B), según experimentos hechos con animales de laboratorio. Las toxinas de *P. rubrum*, rubratoxinas, y de *P. purpurogenum* (fig. 590), ácidos glaucánico y glaucónico, producen hemorragias; la citreoviridina de *P. citreoviride* ocasiona neurotoxicosis, y la patulina de *P. expansum* (fig. 589) es un compuesto carcinógeno.

• Micotoxicosis producidas por especies del género *Fusarium*. Las especies de los géneros *Aspergillus* y *Penicillium* se desarrollan fundamentalmente en granos, semillas y otros alimentos almacenados, preponderando unas u otras especies de mohos, según la humedad y la temperatura de los mismos alimentos y del almacén donde se encuentren (mohos u hongos de almacén), mientras que las especies del género *Fusarium* prosperan con más frecuencia en productos vegetales cuando aún no han sido llevados al almacén, es decir, en el campo mismo (mohos u hongos de campo); no obstante, las especies de este último género también pueden desarrollarse en alimentos almacenados. Por otra parte, las mismas son parásitos importantes de raíces, tallos, hojas, flores, frutos y semillas de plantas silvestres y cultivadas, a las que ocasio-

nan marchitamientos, pudriciones y tizones, de manera que su control es de gran importancia económica. Además, muchas de estas especies de *Fusarium*, como *F. nivale*, *F. graminearum*, *F. roseum* (cuya forma sexual corresponde a *Gibberella zeae*), *F. tricinctum* y *F. moniliforme* (cuyo estado sexual es *Gibberella fujikuroi*), producen toxinas que causan diversos trastornos en el hombre y los animales domésticos.

F. nivale produce butenolida, toxina neurotóxica para el hombre y animales domésticos como el caballo, generalmente por la ingestión de avena u otros cereales contaminados por este moho. También ocasiona gastroenterotoxicosis, igual que *F. roseum* y *F. tricinctum*, en diversos animales domésticos que ingieren granos invadidos por estas especies.

F. graminearum y *F. roseum* producen varias toxinas; una de ellas, la denominada zearalenona o F-2, tiene efectos estrogénicos y abortivos en cerdos alimentados principalmente con mazorcas de maíz invadidas por este moho. En ciertas dosis se ha demostrado que dicha toxina es mortal para animales de laboratorio. La marrana intoxicada presenta vulvovaginitis, prolapso rectal o vaginal, edema uterino, atrofia de los ovarios y aborto. En el macho la intoxicación provoca feminización, atrofia de los testículos e hipertrofia de las glándulas mamarias. Aunque el maíz contaminado con este moho es repugnante para los cerdos, es consumido por los mismos cuando el grado de invasión del hongo en los granos es moderado, siendo esto suficiente para que se produzca el síndrome estrogénico con la consiguiente pérdida económica para los porcicultores.

F. tricinctum (= *F. sporotrichioides*) produce una toxina que ha sido denominada T-2, capaz de provocar la muerte en ratas y otros animales de laboratorio. En ganado vacuno alimentado con maíz enmohecido por esta especie se han registrado intoxicaciones; en el hombre produce aleucia o aleucemia tóxica por la alimentación (ATA), enfermedad frecuentemente mortal que consiste en la reducción notoria del número de leucocitos en la sangre de las personas afectadas (leucopenia). Es interesante anotar que esta es una de las pocas micotoxicosis humanas, además del ergotismo, en que se ha demostrado con certeza que las toxinas de los hongos son las responsables de la enfermedad.

La aleucia tóxica por la alimentación ha sido registrada en Rusia desde comienzos del siglo XIX. La enfermedad ocurrió con mayor intensidad durante y después de la Segunda Guerra Mundial. En 1944 la enfermedad causó estragos en la población de Orenburgo y otros distritos de la URSS, en donde más de 10% de la población murió debido a la ingestión de mijo que había sido invadido en el campo, durante el invierno. *F. tricinctum* requiere baja temperatura para producir su toxina; este hongo es muy común en mazorcas de maíz provenientes del campo o almacenadas, así como en trigo, avena, sorgo, mijo, paja y otros productos alimenticios.

F. moniliforme (fig. 591), especie comúnmente parásita de mazorcas de maíz, produce moniliformina, ácido fusárico y zearalenona.

• Micotoxicosis producidas por Stachybotrys atra (figs. 592-597). Este hongo, causante de la estaquibotriotoxicosis, es un habitante común en el suelo y en materiales que contienen celulosa, en particular la paja, que es usada como forraje de varios animales herbívoros. En la URSS y en Europa oriental se acostumbra alimentar con paja a los caballos durante el invierno; la paja con frecuencia es invadida por la especie aludida, de manera que dicho forraje puede contener la toxina del hongo, que es la satratoxina, antes conocida como estaquibotriotoxina. En este caso, los caballos sufren de estaquibotriotoxicosis aguda o crónica. La enfermedad se presenta sólo durante el invierno, cuando los caballos son alimentados en los establos; al quedar libres los animales para comer en el campo, al inicio de la primavera, los síntomas de la intoxicación desaparecen debido a que no consumen la paja enmohecida.

En algunos animales, como los cerdos, y en el hombre, la estaquibotriotoxicosis se manifiesta por la aparición de una irritación de la piel. La enfermedad, en estos casos, se adquiere por contacto con la paja contaminada por el hongo. En el hombre, además de la reacción cutánea, se presentan faringitis y rinitis con exudado sanguinolento y tos; hay dolor de garganta, ardor en la nariz y congestión en el pecho, ligero descenso de leucocitos y, ocasionalmente, fiebre. La causa de la enfermedad, que es el hongo mencionado, ha sido comprobada experimentalmente en el hombre. La intoxicación se adquiere por la piel o por inhalación de esporas y micelio. La toxina puede ser absorbida a través de la piel, la boca, el estómago o el aparato respiratorio.

• Micotoxicosis producidas por otras especies de mohos de diversos géneros, diferentes a los citados. Entre los numerosos géneros de hongos que incluyen especies toxígenas, cuyas toxinas y efectos patógenos son generalmente mal conocidos, están los siguientes: *Mucor*, *Rhizopus*, *Absidia*, *Byssochlamys*, *Gloeotinia*, *Diplodia*, *Pithomyces*, *Periconia*, *Trichoderma*, *Trichothecium* y *Rhizoctonia*. Las especies de *Mucor*, *Rhizopus* y *Absidia* alteran diversos alimentos, especialmente los amiláceos, produciendo sustancias que pueden tener efectos tóxicos para el hombre y los animales domésticos. *Byssochlamys fulva*, que con frecuencia se desarrolla en jugos de frutas enlatadas, produce una toxina, el ácido bisoclámico, de acción hemorrágica. *Gloeotinia temulenta* y *Diplodia zeae*, que se desarrollan en gramíneas, producen sustancias neurotóxicas. *Pithomyces chartarum* es un habitante común en gramíneas secas utilizadas a manera de pastura por varios animales herbívoros, como ovinos y bovinos, en los que el hongo puede ocasionar eczema facial por fotosensibilización de la piel y trastornos en el funcionamiento

hepático, debido a la acción de su toxina, la esporodesmina, que se encuentra principalmente en las esporas del hongo. Se ha registrado que *Periconia minutissima* también produce eczema facial en bovinos que ingieren gramíneas en las que ha crecido el hongo, por ejemplo en la llamada pata de gallo (*Cynodon dactylon*). *Trichoderma viride* (fig. 204) y *Trichothecium roseum*, capaces de prosperar en varios sustratos, han sido señalados entre los hongos causantes de gastroenterocolitis en varios animales domésticos. *Rhizoctonia leguminicola* ha sido identificada como la especie responsable del síndrome del babeo, que consiste en una excesiva salivación en los animales herbívoros que consumen trébol rojo (*Trifolium pratense*), en el cual se ha desarrollado dicha especie de hongo.

• Micotoxicosis llamadas ergotismos, producidas por *Claviceps purpurea* (ergot común) y otras especies del mismo género. Aunque *Claviceps purpurea*, el cornezuelo del centeno, ergot del centeno o ergot común (figs. 12-15, 311, 314-320), es la especie responsable de la mayor parte de los casos de ergotismo, pues parasita no sólo el centeno sino también el trigo, la cebada y el centeno silvestre (*Lolium temulentum* y *L. perenne*), hay otras especies de ergots, como *C. paspali* (fig. 323), que parasitan gramíneas silvestres y forrajeras comunes en los céspedes, en particular las del género *Paspalum* (*P. distichum*), y *C. microcephala*, que crece en la gramínea forrajera *Molinia caerulea*. Esto explica que el ergotismo no sólo se presente en la especie humana, sino también en los animales herbívoros, pudiendo causar pérdidas económicas considerables cuando afecta a los animales domésticos, que pierden peso y pueden morir por la intoxicación (no hay datos sobre animales silvestres).

El llamado diente de caballo, *C. gigantea* (figs. 321-322), que crece comúnmente en las mazorcas de maíz, en algunas regiones de México, de donde esta especie fue originalmente descrita, también es capaz de producir intoxicaciones serias en el hombre y en los animales domésticos.

Las toxinas de los hongos del género *Claviceps*, responsables de los efectos patológicos, varían según las especies, pero en general son alcaloides que frecuentemente contienen ácido lisérgico (ácido indolmetilquinoleico) en sus moléculas; este es un compuesto importante en la síntesis de sustancias que ofrecen muchas posibilidades para el análisis psiquiátrico, entre ellas la dietilamida del ácido lisérgico (LSD).

Los alcaloides de *C. purpurea*, unos 12 aproximadamente, han sido ampliamente estudiados; muchos de ellos tienen aplicación en la terapéutica y otros generan efectos psicotrópicos o sirven de base para la preparación de drogas alucinógenas, según se indicará más adelante al tratar del micetismo cerebral. De los alcaloides de este hongo que tienen aplicación en la medicina, son especialmente importantes la ergotamina y sus derivados: dihidroergotamina y ergonovina o ergometrina, así como la ergotoxina, que tienen acción vasoconstrictora y causan contracción de las fibras musculares lisas (útero, vasos sanguíneos); se aplican para curar jaquecas y ciertas urticarias, como abortivos y para facilitar el parto e impedir hemorragias durante el mismo, debido a sus propiedades oxitócicas y antihemorrágicas. Por el contrario, otros alcaloides del mismo hongo o sus derivados, como la ergocristina y la dihidroergocristina, la ergocornina y la dihidroergocornina, la ergocriptina y la dihidroergocriptina, tienen acción vasodilatadora y vasodepresora y sirven para corregir algunos trastornos vasculares periféricos. La investigación detallada de los alcaloides de otros ergots tal vez ofrece la posibilidad de obtención de nuevas drogas de interés en la terapéutica.

La pérdida ocasionada por la formación de esclerocios en los cereales, especialmente en el centeno, puede ser de 50% y hasta de 90% de los granos. No obstante, debido al elevado precio que en la industria farmacéutica alcanzan los alcaloides mencionados, los campos cultivados de centeno son a veces infectados deliberadamente con objeto de obtener esclerocios del ergot en cantidad considerable para los propósitos de dicha industria.

El ergotismo probablemente existió desde que el hombre se volvió sedentario y empezó a cultivar los cereales, pero sólo se tienen registros de esta enfermedad a partir de la Edad Media; el primer caso, observado en Europa, fue en la región del bajo Rhin, en el año 857. No obstante, es interesante el dato etnomicológico de que los esclerocios del ergot común y de los ergots que se desarrollan en gramíneas silvestres y forrajeras fueron utilizados en la antigua Grecia en ceremonias rituales y religiosas.

El ergotismo fue una de las plagas de la Edad Media; su frecuencia a partir de esta época puede atribuirse al hecho de que al mismo tiempo empezó a cultivarse el centeno, en escala considerablemente importante, en la parte central de Europa. Los esclerocios del hongo, que con frecuencia se desarrollan en los granos del centeno, eran molidos con los granos sanos de este cereal para preparar la harina con la cual se elaboraba el pan. En la actualidad, debido a los conocimientos obtenidos sobre los efectos tóxicos del ergot, los casos de ergotismo que se presentan son esporádicos. Una vez que empezó a causar estragos en algunas poblaciones de Europa, se pensó que podría tener un origen sobrenatural; debido a esto, a dicha enfermedad se le llamó fuego sagrado, fuego infernal, fuego de San Antonio y fuego de San Marcial. También se le dieron denominaciones según las zonas donde se presentaba con frecuencia o según algunos de sus síntomas característicos, como mal de los ardientes y gangrena de Sologne, debido a que los enfermos sienten intensos ardores y porque es frecuente la gangrena en las extremidades del cuerpo.

Hay dos formas clínicas de ergotismo: la aguda, convulsiva o cerebral y la crónica o gangrenosa. La

primera es frecuentemente mortal; consiste en vasoconstricción, vértigos, hormigueos, calambres, dolores y sensación de ardor intenso o de quemazón en las extremidades del cuerpo, contracciones espasmódicas y convulsivas, trastornos psíquicos, entre ellos alucinaciones, pulso débil y lento; el enfermo pasa a un estado tetánico acompañado de delirio y asfixia. La forma crónica o gangrenosa se presenta cuando la ingestión de las toxinas es en dosis mínimas, pero repetidas; pueden manifestarse en ella algunos de los síntomas mencionados, pero además se presenta la gangrena en las piernas y los brazos, habiendo necesidad de recurrir, con frecuencia, a la amputación de estas extremidades del cuerpo o de algunas partes de ellas, las cuales a veces pueden desprenderse espontáneamente, sin sangrar, debido a la pronunciada vasoconstricción.

El ergotismo es tratado con purgantes, estimulantes y vasodilatadores, inhalaciones de nitrito de amilo o inyecciones intravenosas de sulfato de magnesio.

MICETISMOS

Los principales micetismos son los siguientes:

• Micetismo faloidiano. Es ocasionado por las toxinas faloidianas, llamadas así porque se encuentran en hongos Agaricales de la especie *Amanita phalloides*, pero también en otras del mismo género, comunes en América del Norte, y que son *A. verna*, *A. bisporigera* y *A. virosa* (figs. 598-601). Estas toxinas son de efectos muy graves, ya que con frecuencia producen la muerte de las personas que ingieren los hongos que las contienen. Las principales toxinas faloidianas son las falotoxinas, compuestas de faloidina, faloina y falacidina, y las amanitinas, amatoxinas o amanotoxinas, constituidas por la alfa, beta y gamma amanitinas (esta última en proporción mínima). Todas ellas son termoestables (aun a 100 °C), no hemolíticas y tienen una constitución química que corresponde a ciclopéptidos azufrados; al conjunto de ellas se le conocía con el nombre de amanitatoxina por creerse en un principio que se trataba de una sola sustancia; esta, no obstante, podía diferenciarse bien de la amanitahemolisina, o falina, que es un compuesto termolábil (pierde sus propiedades tóxicas a 70 °C), hemolítico y cuya naturaleza química corresponde a un glucósido azufrado y nitrogenado. Debido a su carácter termolábil, este último compuesto tiene poca importancia en los casos de envenenamiento por los hongos mencionados, pues generalmente son ingeridos después de la cocción. Son por tanto los ciclopéptidos, sobre todo la alfa amanitina, los responsables de los casos graves y aun mortales de intoxicación faloidiana.

Se estima que la mayor parte de los envenenamientos graves o mortales, ocasionados por la ingestión de hongos (50-95 %), se debe a las especies del grupo de *A. phalloides*, en las regiones del mundo donde estas son frecuentes. La toxicidad de estos hongos es tan severa que una pequeña fracción de ellos (aproximadamente 2 cm^3) puede ocasionar la muerte. Los síntomas de intoxicación faloidiana en el hombre se inician en forma tardía, es decir, existe un período de incubación silencioso que dura 10-12 horas, aunque puede ser más corto (6-9 horas) o más largo (13-48 horas), transcurrido el cual empiezan a presentarse trastornos gastrointestinales de tipo coleriforme: ardor y dolor de estómago, vómitos frecuentes, diarrea abundante y fétida, a veces sanguinolenta, fuertes cólicos intestinales, espasmos rectales y sudoración intensa. Esto causa una deshidratación extrema que provoca sed constante. A los síntomas anteriores se añaden los fenómenos de oliguria o de anuria, de hipotermia y cianosis, enfriamiento de las extremidades y calambres dolorosos en las pantorrillas, alteración de la fisonomía y palidez mortal del rostro. También son notables los trastornos nerviosos en este tipo de intoxicación; hay postración total, adinamia, ansiedad, estupor y, a veces, letargo y delirio, pero la inteligencia se conserva íntegra. Otros síntomas importantes son el cambio fluctuante del pulso, a veces muy acelerado y en ocasiones muy lento y débil, dolores en el hipocondrio derecho por lesión y tumefacción del hígado, lo cual provoca hipoglicemia y, ocasionalmente, ictericia. Además pueden presentarse albuminuria y trastornos oculares, espasmos convulsivos seudotetánicos, urticaria púrpura, a veces de la forma hemorrágica, epistaxis y hemorragias gingivales. Finalmente, la parálisis de los centros vasomotores, la intoxicación profunda y la destrucción de las células de los órganos vitales ocasionan la muerte. En los niños, esta sobreviene muy rápidamente. En la mujer embarazada, las toxinas provocan casi automáticamente el aborto. El niño de pecho puede resultar intoxicado por la leche materna, aunque la intoxicación retarda o suspende la secreción láctea y, por otra parte, este tipo de envenenamiento es muy raro. En los adultos normales, la muerte se presenta a las 40-48 horas o después de varios días. Cuando los enfermos sanan, es después de una larga convalecencia y, generalmente, quedan secuelas durante meses o años, como parálisis general, dolores en los brazos y las pantorrillas, nefritis crónica y albuminuria, entre otras.

El tratamiento somático de la intoxicación faloidiana consiste en procurar la eliminación de la mayor

Figuras 577-586. Mohos toxígenos (Hyphomycetes).

577. Colonias de *Aspergillus flavus* (Af), *A. niger* (An) y *A. glaucus* (Ag) creciendo a partir de semillas de haba infectadas por estos mohos, × 0.8. **578.** Cromatograma de aflatoxinas B y G producidas por *A. flavus*; las manchas se hacen evidentes por la fluorescencia que adquieren bajo la luz ultravioleta, × 1. **579.** Conidióforos de *A. flavus* cultivados en extracto de malta agar, × 100. **580.** Colonia de *A. parasiticus* (especie que también produce aflatoxinas) cultivada en Czapek agar, × 2. **581.** Colonia de *A. ochraceus* (especie que produce ocratoxina) desarrollada en extracto de malta agar, × 1. **582.** Conidióforos de *A. ochraceus* cultivados en el medio anterior, × 200. **583.** Colonia de *Penicillium islandicum* (especie que produce luteosquirina, cicloclorotina y eritrosquirina) creciendo en Czapek agar, × 1. **584.** Colonias de *P. islandicum* creciendo en extracto de malta agar, × l. **585.** Colonia de *P. citrinum* (especie que produce citrinina) cultivada en extracto de malta agar, × 1. **586.** Colonias de *P. citrinum* cultivadas en Czapek agar, × 1.

Figuras 587-597. Mohos toxígenos (Hyphomycetes).

587. Colonias de *Penicillium cyclopium* (especie que produce ácido ciclopiazónico y penitrem) creciendo en Czapek agar, × 1. **588.** Colonias de *P. cyclopium* en extracto de malta agar, × 1. **589.** Colonias de *P. expansum* (especie que produce patulina) en Czapek agar, × 2. **590.** Colonias de *P. purpurogenum* (especie que produce rubratoxina) cultivadas en Czapek agar, × 2. **591.** Mazorca de maíz infectada por *Fusarium moniliforme*, especie que produce moniliformina y ácido fusárico, × 0.5. **592-597.** Estructuras de *Stachybotrys atra*, especie que produce satratoxina, desarrolladas en cultivo en V8 agar. **592.** Colonia, × 1. **593.** Conidióforos y conidios, × 1 000. **594.** Conidióforos originándose de un cordón micelial, × 750. **595.** Conidióforo con un verticilo terminal de fiálides, × 1 000. **596.** Conidios jóvenes (hialinos) originándose de las fiálides, × 1 000. **597.** Conidio maduro (oscuro) sobre una de las fiálides, × 1 000.

Figuras 598-607. Basidiocarpos de hongos causantes de micetismos (Holobasidiomycetes).

598-601. Especies que causan micetismo faloidiano.

598-599. *Amanita bisporigera*, × 0.5. 600. *A. verna*, × 0.3. **601.** *A. virosa*, × 0.3. Nótese la volva blanca en las tres especies.

602. Especie que causa micetismo parafaloidiano. *Cortinarius semisanguineus* (ejemplares secos), × 0.3.

603-607. Especies que causan micetismo muscarínico.

603. *A. chlorinosma*, × 0.3. **604-606.** *A. muscaria flavivolvata*, × 0.2. **607.** *A. pantherina*, × 0.2.

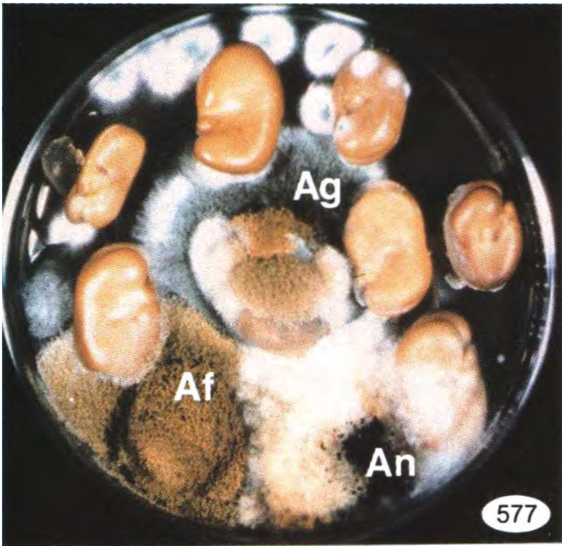
Figuras 608-617. Basidiocarpos de hongos causantes de micetismos (Holobasidiomycetes).

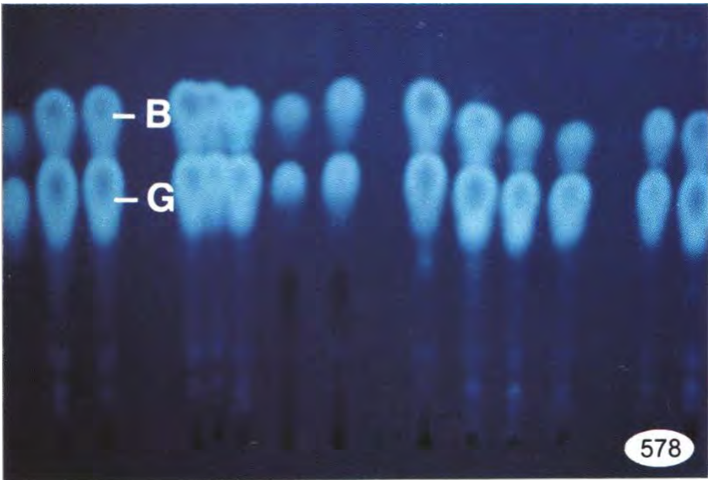
608-610. Especies que causan micetismo muscarínico.

608. *Inocybe fastigiata*, × 1. **609.** *I. calospora*, × 1. **610.** *I. geophila* var. *lilacina*, × 1.

611-617. Especies que causan micetismos gastrointestinal e inconstante.

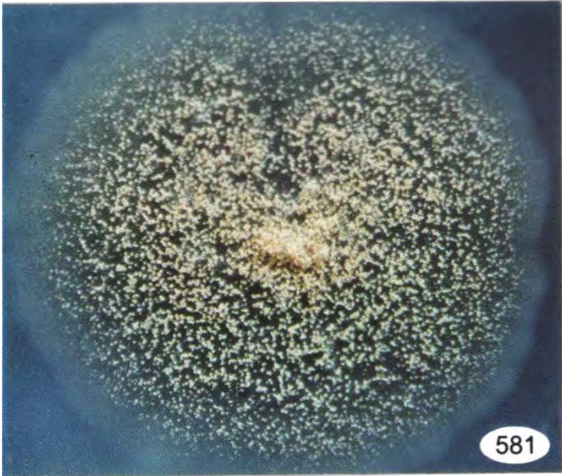
611. *Boletus satanas*, × 0.5. **612.** *Agaricus placomyces*, × 0.5. **613.** *Naematoloma fasciculare*, × 0.5. **614.** *Rhodophyllus lividus*, × 0.5. **615.** *Russula queletii*, × 0.7. **616-617.** *Chlorophyllum molybdites*, × 0.5.


Ag
Af
An
577


B
G
578


579


580


581

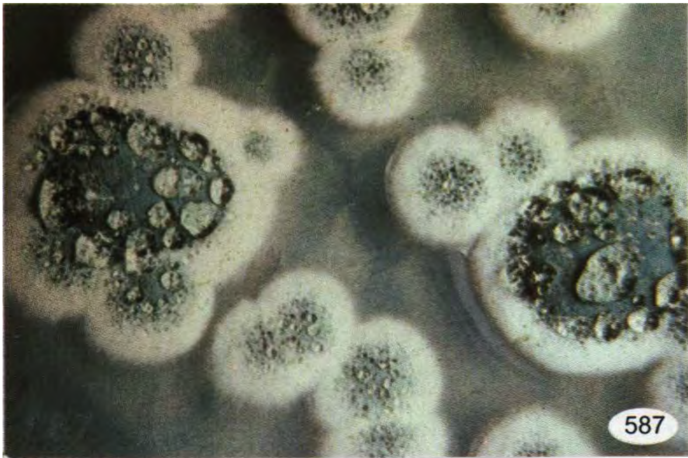

583

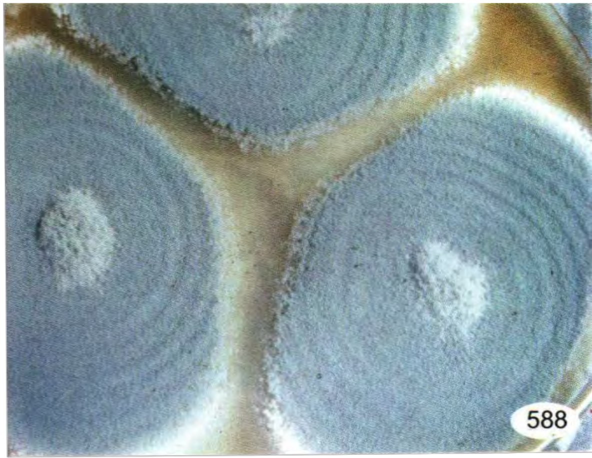

584

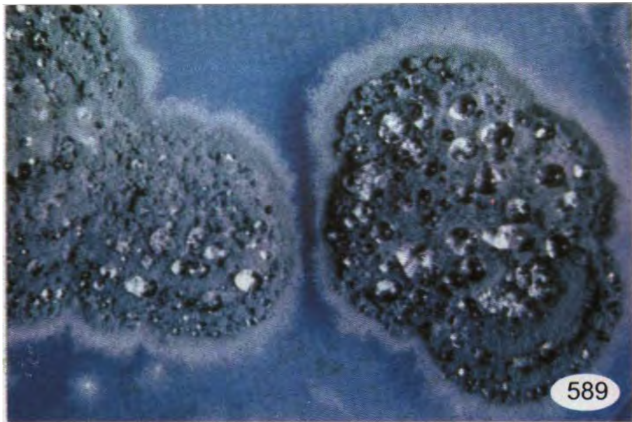

582

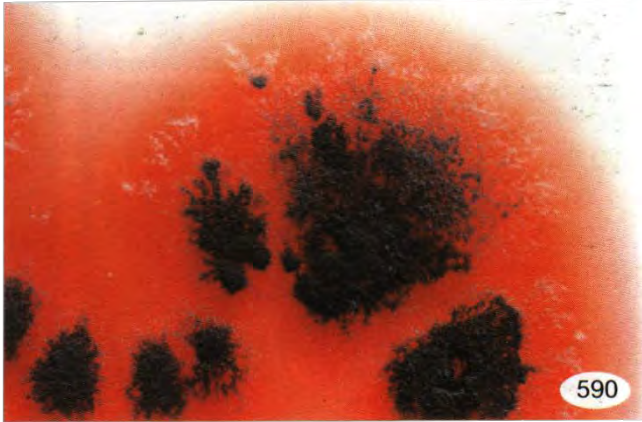

585


586

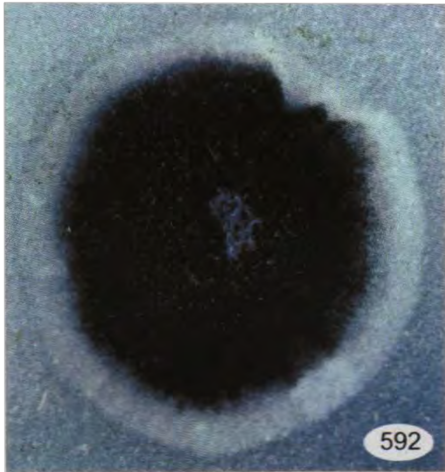

587

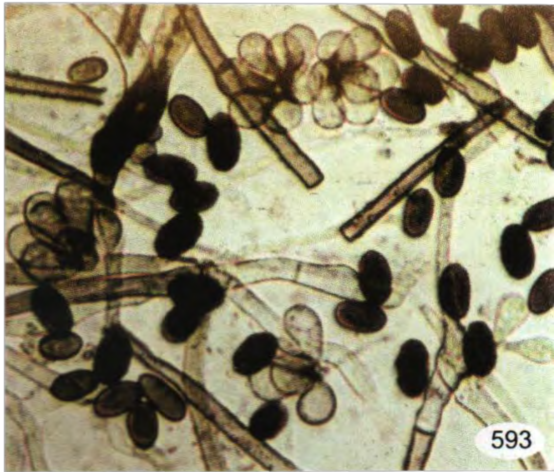

588

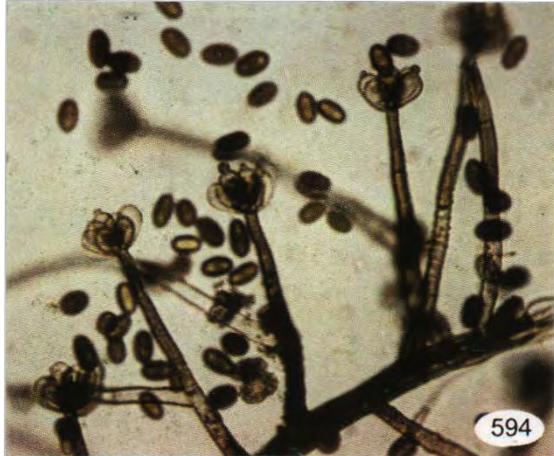

589

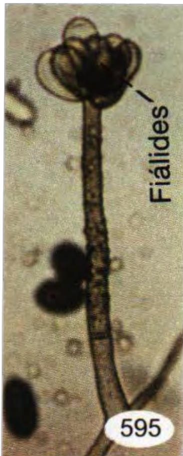

590


591

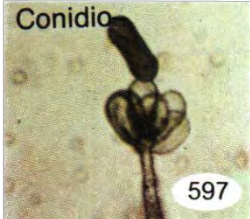

592


593


594


Fiálides
595


596


Conidio
597


Volva
598


599


600


601


603


602


605


604


607


606


608
609
610
611
612
613
614
615
616
617


618


619


620


621


622

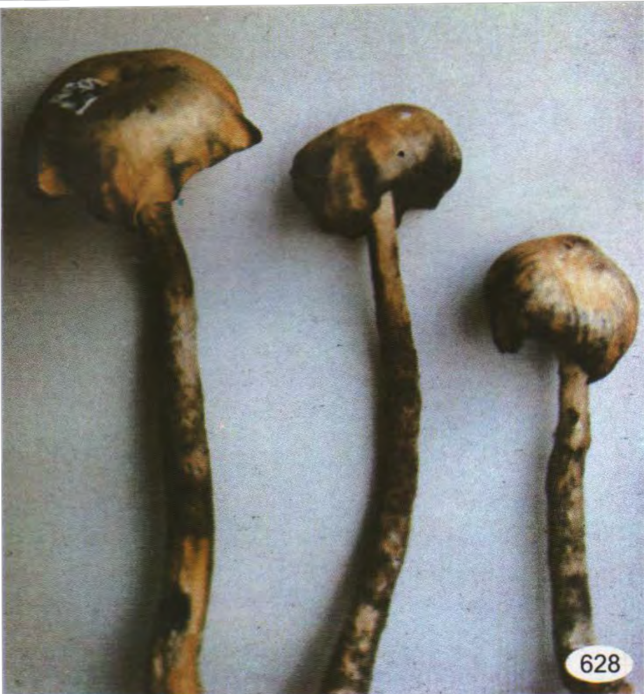

623


624

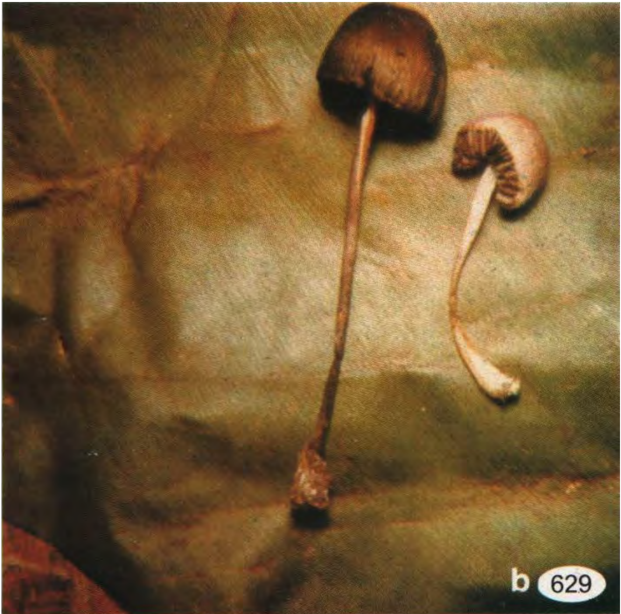

625


627


626


628


a 629


b 629


632


630


631


633


634


635


636

Figuras 618-622. Esculturas de piedra en forma de hongo (relacionadas con el culto a los hongos alucinógenos).

618. Hongo de piedra antropomórfico, del Preclásico Medio (1000 – 300 aC), × 0.3, Guatemala. **619.** Hongo de piedra con la efigie de un felino, del Preclásico Primitivo y Medio, × 0.3, Kaminaljuyú, Guatemala. **620.** Hongo de piedra con la efigie de un animal, del Preclásico Primitivo y Medio, × 0.3. Kaminaljuyú, Guatemala. **621.** Hongo de piedra sin efigie, del Preclásico Avanzado (300 aC – 200 dC) y Protoclásico (200 – 300 dC), × 0.3. Guatemala. **622.** Hongo de piedra sin efigie, con base trípode, del Preclásico Primitivo y Medio, × 0.3. Mixco Viejo, Guatemala. Dibujos basados en fotografías de B. Lowy.

Figuras 623-628. Sierra mazateca y Huautla deJiménez, Oaxaca, lugares relacionados con los hongos alucinógenos.

623. Sendero de Teotitlán del Camino a Huautla de Jiménez, en la Sierra Mazateca. **624.** El pueblo de Huautla de Jiménez, visto desde el Cerro Fortín. **625.** Calle de este pueblo. **626.** María Sabina, la más famosa curandera que ha practicado el rito de los hongos alucinógenos, junto a su casa en Huautla. **627-628.** Basidiocarpos de *Psilocybe caerulescens* (hijo del barranco), una de las especies más utilizadas, × 1.

Figuras 629-634. Basidiocarpos de hongos causantes de micetismo cerebral (hongos alucinógenos, Holobasidiomycetes).

629a. *Panaeolus sphinctrinus*, × 1. Hongo coprófilo, alucinógeno y con otros efectos tóxicos, que ha sido confundido con las especies del género *Psilocybe*, las más importantes entre los alucinógenos. **629b.** *Panaeolus sphinctrinus* y *Panaeolus papilionaceus*, × 1. Esta última especie también ha sido confundida con los psilocibes alucinógenos. **630.** *Psilocybe mexicana* (pajarito), × 1. **631.** *Psilocybe aztecorum* (niño de las aguas), × 1. **632-633.** *Psilocybe cubensis* (San Isidro) cultivado en el laboratorio, × 0.1 y x 0.2, respectivamente. **634.** *Psilocybe cubensis* en su hábitat natural, × 1.

Figuras 635-636. Hongos silvestres comestibles (Holobasidiomycetes).

635. Vendedora de hongos silvestres comestibles (honguera) en el mercado de Tenango del Valle, Estado de México. **636.** Diversas especies de hongos silvestres comestibles, a la venta en este mercado. Entre los hongos se encuentran los basidiocarpos de *Boletus edulis* (pambazo), *Russula brevipes* (trompa de puerco), *Lactarius salmonicolor* (enchilado), *Lyophyllum decastes* (clavito) y *Amanita caesarea* (yemita).

cantidad posible de toxinas del organismo; por tanto, es conveniente vaciar el tubo digestivo y favorecer la función renal, pero si han transcurrido más de cinco horas después de la ingestión de los hongos tóxicos, la práctica de vaciar el estómago resulta inútil y sólo será conveniente la aplicación de purgantes oleosos que ayuden a liberar parte del tóxico del intestino.

El tratamiento sintomático también debe dirigirse a proteger el hígado, a calmar los dolores gastrointestinales y a levantar el estado general. Se recomienda el uso del carbón como adsorbente intestinal, la aplicación de tónicos para el corazón, antidepresivos del sistema nervioso e inyecciones de suero salino o glucosado para contrarrestar el estado de deshidratación, así como para calmar la sed, diluir las sustancias tóxicas que han pasado a la sangre y favorecer la eliminación de las mismas por la orina. Puede usarse la teobromina para estimular la diuresis, y la inhalación de oxígeno para disminuir la disnea.

El tratamiento específico está enfocado a la seroterapia y a la quimioterapia, aunque algunos autores recomiendan también la organoterapia. La seroterapia consiste en la aplicación oportuna del suero antifaloidiano por vía hipodérmica o intramuscular. Este suero, que hasta la fecha sólo ha sido preparado en el Instituto Pasteur de París, al parecer ha permitido obtener resultados favorables en los casos en que su aplicación se hace cuando aparecen los primeros síntomas de la intoxicación, aunque algunos autores dudan de su efectividad como antídoto. De cualquier modo, su uso ha sido limitado y no ha tenido gran aceptación fuera de Francia. La quimioterapia, aunque todavía es deficiente para asegurar la curación de todos los enfermos, consiste en la aplicación de sueros glucosado y salino, como se indicó (también pueden administrarse por vía oral soluciones azucaradas de sales minerales). Algunos autores recomiendan la aplicación de corticosteroides con objeto de facilitar la retención de agua y de sales en el organismo; también resulta favorable la aplicación de extracto hepático, vitaminas y analépticos cardíacos. El ácido tióctico (ácido alfa lipoico) ha sido recomendado como efectivo en el tratamiento específico del envenenamiento por hongos del grupo de *A. phalloides*, combinando la administración de una infusión de este ácido con dextrosa y sales. También el citocromo C ha sido registrado como antídoto eficaz para este tipo de envenenamientos en el ratón, pero no hay datos sobre su posible acción protectora en el hombre. La órganoterapia con el estómago y otros órganos crudos del conejo, según varios autores franceses, es eficaz por la supuesta presencia de sustancias que modifican o contrarrestan los efectos de las toxinas faloidianas, basándose en la observación de que el conejo y ciertos roedores son inmunes o resistentes a estas toxinas. No obstante, este tipo de tratamiento resulta impráctico y su eficiencia es discutible.

• Micetismo parafaloidiano. Es causado por hongos de los géneros *Lepiota* y *Cortinarius*, en particular *L. helveola*, *C. orellanus* y *C. semisanguineus* (fig. 602), cuyas toxinas no son aún bien conocidas, pero considerando que los efectos de estos hongos son muy semejantes a los que provocan los hongos del grupo de *Amanita phalloides*, es posible que contengan sustancias parecidas a las toxinas faloidianas y a las amanitinas. El micetismo parafaloidiano, igual que la intoxicación faloidiana, tiene un período de incubación más o menos largo (3-15 horas); es muy grave y frecuentemente mortal.

• Micetismo muscarínico o micetismo nervioso. Es ocasionado por las toxinas muscarínicas, de las cuales la muscarina es la más característica, aunque también pueden estar presentes otras como la muscardina y, según algunos autores, existe además una sustancia parecida a la atropina que ha recibido el nombre de micoatropina. Estas toxinas se encuentran en algunas especies del género *Amanita*, particularmente en *A. muscaria*, *A. chlorinosma* (fig. 603) y *A. pantherina* (fig. 607); en varias especies del género *Inocybe*, por ejemplo *I. patouillardii*, *I. dulcamara*, *I. napipes*, *I. infida*, *I. rimosa*, *I. fastigiata* (fig. 608), *I. calospora* (fig. 609) e *I. geophila* var. *lilacina* (fig. 610), y en ciertas especies del género *Clitocybe*, como son las de color blanco: *C. dealbata*, *C. rivulosa* y *C. cerussata*.

Las toxinas muscarínicas son aminas derivadas de la colina; su acción es colinérgica; actúan sobre el sistema nervioso parasimpático de manera semejante a la pilocarpina y la eserina. Los síntomas característicos de la intoxicación muscarínica son: iniciación precoz de los efectos de la misma (2-3 horas después de la ingestión de los hongos), vómitos, diarrea, cólicos intestinales, sudoración abundante, lagrimeo, hipersecreción nasal, salivación, disnea, bradicardia, palpitaciones, temblores, movimientos convulsivos y paresias musculares, miosis, cianosis y amaurosis. Generalmente, este tipo de intoxicaciones no es muy grave y rara vez ocasiona la muerte, excepto en casos de ingestión excesiva de hongos de las especies mencionadas o afines a ellas.

El antídoto para este tipo de envenenamiento es el sulfato de atropina (puede servir también la belladona), que contrarresta la acción de las toxinas en los receptores muscarínicos del sistema nervioso parasimpático; no obstante, la actividad curativa de la atropina y sus compuestos depende de la dosis, pues en muchos casos su efecto puede ser contraproducente. Por este motivo y considerando la relativa tolerancia del organismo a este tipo de intoxicación, debida en parte a la gran proporción de tóxico que se elimina por la pronta y repentina aparición de síntomas como el vómito y la diarrea, que contribuyen a eliminar parte del veneno antes de que pase a la sangre, muchos médicos sugieren abstenerse de la atropina en el tratamiento y sólo recomiendan lavado gástrico, enemas, purgantes, antiespasmódicos, diuréticos, estimulantes circulatorios y cardíacos, excitantes bulba-

res, vasoconstrictores y la administración de suero glucosado.

A. muscaria, además de la intoxicación muscarínica, tiene una acción alucinógena, pero esta será tratada en la parte correspondiente al micetismo cerebral. Las toxinas muscarínicas se encuentran concentradas en el velo y en la cutícula del píleo, de manera que hirviendo los hongos desprovistos de dicha película y desechando el agua después de la ebullición, para eliminar las toxinas, los hongos son comestibles en algunos lugares de México (por ejemplo en el Desierto de los Leones, D.F.), al parecer sin que se produzca ningún tipo notorio de envenenamiento. No obstante, en este caso parece tratarse de *A. muscaria flavivolvata* (figs. 604-606).

• Micetismo inconstante o condicionado. Algunos hongos responsables de este tipo de micetismo son: *Gyromitra esculenta* (= *Helvella esculenta*), algunas especies del género *Helvella* (*H. gigas*, *H. infula*), *Sarcosphaera eximia* (fig. 335, = *S. coronaria*), *Chlorophyllum molybdites* (figs. 616-617, = *Leucocoprinus molybdites*), *Leucocoprinus morgani* y *L. badhami* (= *Lepiota morgani* y *Lepiota badhami*, respectivamente), *Agaricus placomyces* (fig. 612) y ciertas especies del género *Coprinus*, en particular *C. atramentarius* y *C. erethistes*; además, son sospechosas de toxicidad varias especies del género *Scleroderma*, por ejemplo *S. cepa*, aunque hay autores que las consideran inofensivas y aun comestibles, pues a veces han sido ofrecidas en venta, al falsificar con ellas, indebidamente, las conservas de trufas.

Las intoxicaciones provocadas por los hongos de este grupo se consideran inconstantes porque no siempre se presentan, aun cuando los hongos sean ingeridos en cantidades considerables y en forma cruda, caso en el cual el envenenamiento por hongos es más frecuente, pero a veces pueden ocasionar intoxicaciones ligeras, graves o mortales, como es el caso de *Gyromitra esculenta*, cuya toxicidad, debida principalmente a la giromitrina, puede conservarse aun después de la ebullición si no se desecha el agua utilizada para su cocción; dicha giromitrina corresponde a la toxina llamada monometilhidrazina. También se ha registrado toxicidad en algunas especies del género *Helvella*, en particular *H. gigas* y *H. infula*, cuando son ingeridas en forma cruda. Esta variabilidad en el efecto tóxico de las especies de hongos que producen este micetismo inconstante puede deberse a diferencias en el contenido de toxinas en los hongos, según las variedades de los mismos, o de sus lugares de procedencia; pero el efecto puede deberse también a fenómenos de idiosincrasia de tipo alérgico, o bien la toxicidad está condicionada a la ingestión concomitante de alcohol como en el caso de *Coprinus atramentarius* (de Europa y de América) y *C. erethistes* (de África). Estas dos especies son inocuas, excepto si se ingiere alcohol junto con ellas, debido a la acción tóxica de los disulfuranos o disulfuros orgánicos (derivados del sulfuro de carbono y de la dietilamina) presentes en dichos hongos, y a que son solubles en alcohol.

• Micetismo gastrointestinal. Es frecuente y presenta muchas modalidades, desde la benigna con efectos que pueden quedar limitados a dolor de estómago, náuseas y diarrea, hasta la peligrosa, más o menos grave y en ocasiones mortal. Son numerosos los hongos responsables de este tipo de intoxicación, sobre todo si se ingieren crudos; entre ellos se encuentran *Rhodophyllus lividus* (fig. 614, = *Entoloma lividum*), que produce un síndrome llamado subfaloidiano o lividiano, parecido al faloidiano o parafaloidiano, de inicio relativamente tardío (seis horas o más), aunque a veces puede ser repentino (30 - 60 min), con vómitos, diarrea, cólicos intestinales muy fuertes y otros trastornos digestivos graves; la autopsia de personas muertas por envenenamiento de este tipo indica la presencia de gastritis hemorrágica. Del mismo género, *Rh. rhodopolius* (= *Entoloma rhodopolium*) y *Rh. nidorosus* (= *Entoloma nidorosum*) también producen efectos notables de intoxicación, aunque no se han registrado casos graves o mortales.

Otro hongo peligroso que ocasiona este tipo de micetismo es *Omphalotus olearius* (= *Pleurotus olearius*, *Clitocybe olearia*); tiene la característica de ser luminiscente. Al ser ingerido provoca vómito, dolores intensos en el epigastrio, sudor frío y palidez, pero no se presenta diarrea. Una toxina aislada de este hongo tiene efectos parecidos a la muscarina y es inhibida por el sulfato de atropina. Hongos de toxicidad semejante a la especie mencionada son: *O. illudens* y *O. subilludens*, a veces clasificados también en los géneros *Pleurotus* y *Clitocybe*. Además, se incluyen en este grupo algunas especies de los géneros *Russula* y *Lactarius*, como *R. emetica*, *R. queletii* (fig. 615) y *L. torminosus*, que ocasionan el llamado síndrome resinoidiano, ya que se debe a la acción de sustancias resinoides del tipo de las cetonas y las quinonas, cuyos efectos tóxicos, principalmente eméticos, son casi siempre leves.

También ocasionan trastornos intestinales de distinto tipo y de variada intensidad, entre numerosas especies, algunas del género *Boletus*, en particular *B. satanas* (fig. 611), capaz de ocasionar intoxicaciones severas, pero no mortales; *B. purpureus*, *B. luridus* (considerado comestible por algunos autores), *B. calopus* y *Tylopilus felleus* (= *B. felleus*), así como los géneros *Tricholoma*: *T. tigrinum* (que puede provocar intoxicaciones graves) y *T. irinum*; *Clitocybe*: *C. nebularis*; *Collybia*: *C. fusipes*; *Marasmius*: *M. oreades*; *Naematoloma*: *N. fasciculare* (fig. 613); *Hebeloma*: *H. fastibile*; *Agaricus*: *A. xanthodermus*; *Stropharia*: *S. coronilla*; *Psilocybe*: *P. coprophila*; *Hydnum*: *H. imbricatum*, y *Clavaria*: *C. formosa*, esta última de efecto purgante. En algunos de estos hongos han sido registradas toxinas resinoides y muscarina.

• Micetismo cerebral. Es desencadenado por hongos que actúan sobre el sistema nervioso central,

principalmente del género *Psilocybe*, como *P. mexicana* (fig. 630), *P. caerulescens* (figs. 627-628), *P. candidipes*, *P. cubensis* (figs. 632-633, = *Stropharia cubensis*), *P. yungensis*, *P. cordispora*, *P. zapotecorum*, *P. muliercula* y *P. aztecorum* (fig. 631); provocan intoxicaciones semejantes varias especies de otros géneros, como *Panaeolus*, por ejemplo *P. sphinctrinus* y *P. papilionaceus* (figs. 629a y b), y *Amanita*, en particular *A. muscaria*. También se menciona que algunos hongos son narcóticos o psicolépticos, como *Vascellum qudenii* (= *Lycoperdon mixtecorum*) y *Lycoperdon candidum* (= *L. marginatum*), aunque todavía hay incertidumbre sobre su actividad psicotrópica y sus posibles propiedades alucinógenas.

En general, a los hongos que producen este tipo de micetismo se les ha llamado alucinógenos porque una de sus propiedades más frecuentes y características es la de provocar alucinaciones, aunque estas a veces no se manifiestan, o bien son únicamente una fase del cambio mental de la persona que presenta este tipo de intoxicación psicotrópica o psicotomimética.

Claviceps purpurea, el llamado comúnmente cornezuelo del centeno o ergot, también puede quedar incluido en este grupo, pues algunos de los alcaloides que contiene son capaces de ocasionar cambios psíquicos notorios en las personas que lo ingieren; no obstante, es preferible incluirlo entre los hongos que causan micotoxicosis considerando que en la actualidad rara vez se consume directamente con el fin de pasar a un estado mental diferente al normal, como es el caso de las otras especies citadas en este inciso, aunque en la Antigüedad los griegos, y quizá otros pueblos, usaron el cornezuelo del centeno con este propósito, en relación con prácticas religiosas, místicas y rituales. Esto permite considerar a *C. purpurea* en la transición entre los hongos que causan micetismos, o sea aquellos en los que la intoxicación es provocada por la ingestión de los tejidos fúngicos , y los hongos relacionados con las micotoxicosis; estas últimas se originan más bien por la acción de micotoxinas que generalmente entran por vía digestiva al organismo del hombre y de los animales, mezcladas con los alimentos, siendo relativamente pequeña la cantidad de micelio del hongo toxígeno que también es ingerida con los mismos; este es el caso del cornezuelo del centeno o ergot que, al ser molido con los granos de centeno y a veces también de otras gramíneas como el trigo, a los que parasita, queda en la harina de estos cereales mezclado con sus toxinas, de manera que el pan preparado con harina contaminada por este hongo puede ocasionar una intoxicación grave y aun mortal, que recibe el nombre de ergotismo. Por otra parte, una de las drogas alucinógenos más activas que se conocen en la actualidad, la dietilamida del ácido lisérgico, comúnmente conocida como LSD (del alemán Lyserg-Saure Diaethylamide), se obtuvo por síntesis química a partir del ácido lisérgico, compuesto que forma parte de los alcaloides de *C. purpurea*.

Aunque *Amanita muscaria* ocasiona micetismo muscarínico, según se indicó, también es capaz de provocar micetismo cerebral, con efectos alucinógenos, excitantes y afrodisíacos, debido a la presencia de mayor o menor cantidad, según las variedades de la especie, de sus toxinas psicotónicas: el muscimol, el ácido iboténico, la muscazona y la 4-hidroxipirrolidona, derivados de aminoácidos que actúan junto con un compuesto indólico cuyas propiedades fármacológicas no han sido registradas, y con las toxinas muscarínicas. Parece ser que las variedades del hongo utilizadas como psicotrópicas o psicotomiméticas contienen mayor cantidad de toxinas psicotónicas que de toxinas muscarínicas, de manera que su toxicidad es relativamente reducida, lo que permite el empleo de este hongo sin mucho peligro en ciertas ceremonias tradicionales, por ejemplo las de algunos pueblos del noroeste de Siberia. Por su acción estimulante, psicotónica o psicoanaléptica, mediante la cual se logra un estado de euforia con manifestaciones histéricas y alucinantes, *A. muscaria* es utilizada también en otros lugares como Suecia; en este país existe la expresión popular *Berserkgang* o ir *Berserk* para indicar el estado de una persona intoxicada por este hongo: "ir alucinado"; según esto, se supone que el mismo se consumía desde hace mucho tiempo en algunas regiones de Eurasia, por ejemplo en la península de Escandinavia, igual que en el noreste de Siberia, por grupos étnicos, como los kamchadales, de la península de Kamchatka. No se tienen informes del uso del mencionado hongo en América con fines rituales o de producción de efectos peculiares que permitan alcanzar estados místicos o de éxtasis, aunque en ciertos lugares, como la India, se considera que el mismo hongo, o preparaciones hechas con él, han constituido desde tiempos remotos el soma, una especie de néctar con el que se pretende llegar desde el éxtasis y la superación espiritual hasta la inmortalidad, y que por tanto desempeña una importante función en las religiones de ese país; debido a esto, *A. muscaria* ha sido llamada "el hongo divino de la inmortalidad". Es interesante hacer notar que, en ciertas ocasiones, la orina de las personas que han ingerído el hongo es bebida por ellas mismas o por otras personas para aprovechar los efectos, apreciados como muy valiosos, de los principios activos psicotónicos del mismo, que son excretados en la orina sin perder su actividad.

En la Nueva Guinea australiana, al norte de la Papuasia, los kumas utilizan hongos que ellos denominan *nonda* y que al parecer corresponden a varias especies, principalmente a *Ungulina auberiana* y a *Russula nondorbingi*; dichos hongos son importantes en las ceremonias rituales de los pueblos de la mencionada región para producir efectos eróticos, alucinantes, de excitación, de agresividad y de locura histéri-

ca; según esto, su uso es semejante al de *A. muscaria* en Eurasia.

Los hongos alucinógenos de los géneros *Psilocybe* y *Panaeolus* han recibido, en grupo, el nombre de teonanácatl. En algunos lugares como Necaxa, Puebla, se les da el nombre de teotlacuilnanácatl.

Los hallazgos arqueológicos de múltiples esculturas en piedra, con la forma general de hongos agaricoides, con una antigüedad que se remonta a varios siglos antes de Cristo, indican que posiblemente el culto a los hongos alucinógenos era común en tiempos prehispánicos, entre los mayas y otros grupos étnicos de Mesoamérica, especialmente en Guatemala y en el sureste de México (Chiapas) (figs. 618-622).

Los hongos alucinógenos han tenido un amplio uso en México desde tiempos precortesianos, tanto con fines ceremoniales y rituales como curativos, ya sea en forma directa o para facilitar al curandero una exploración de la mente, parecida al psicoanálisis que se practica en la actualidad. Es interesante señalar, desde el punto de vista etnomicológico, que los hongos psicotónicos son ingeridos por determinados grupos indígenas de México como reminiscencia de las costumbres de sus antepasados, para curarse alguna enfermedad, adivinar el futuro e indagar el lugar donde se encuentran objetos perdidos o personas desaparecidas, ya que el sujeto que los ingiere parece estar dotado de poderes de telepatía, televidencia y clarividencia, por lo cual se les llama también "hongos adivinadores". Las ceremonias de ingestión de los hongos alucinógenos casi siempre son presididas por un curandero o chamán (hombre o mujer) y generalmente se efectúan cerca de los lugares de recolección de esos hongos, instalándose altares frente a los que se practican ritos que contribuyen a dar mayor importancia y solemnidad a la ceremonia. Huautla de Jiménez, en la Sierra Mazateca de Oaxaca, es el pueblo donde vivió María Sabina, la más famosa de las curanderas que han practicado el rito de los hongos alucinógenos (figs. 623-628).

Estos hongos tienen acción psicodisléptica, es decir, desvían o perturban el mecanismo psíquico; dicha acción se debe a las toxinas indólicas denominadas psilocibina y psilocina, ambas muy semejantes en su constitución molecular, pero la segunda carece del radical fosfórico que presenta la psilocibina, que es el éster fosfórico de la psilocina, siendo esta la 4-hidroxidimetiltriptamina. La psilocibina es la que tiene mayor acción alucinógena y la que se encuentra en cantidad más elevada en estos hongos.

Las especies alucinógenas de los géneros *Psilocybe* y *Panaeolus*, o sus toxinas, tienen una acción tranquilizante que suscita la liberación de reminiscencias y de reacciones espontáneas del individuo, como consecuencia de la desinhibición mental y emotiva que producen; pero en dosis elevadas pueden conducir a excesos de violencia, a la muerte o al suicidio. Algunas personas indican que tienen un efecto afrodisíaco, pero en general este es secundario o no se presenta. En la mayoría de los casos se pueden distinguir tres etapas en los estados mentales que provocan los hongos que contienen psilocibina y psilocina: una de abundantes alucinaciones pictóricas que conducen a la euforia; otra mística, y finalmente la de angustia y meditación filosófica en que el individuo tiende a plantearse los problemas más trascendentales de la vida.

Como consecuencia del micetismo cerebral ocasionado por la ingestión de algún tipo de teonanácatl, se producen cambios físicos, como aumentos de la presión arterial, del pulso, del ritmo cardíaco y la temperatura del cuerpo, aunque estos son variables según las personas; además, puede haber períodos de respiración arrítmica, náusea, escalofríos, rubefacción o palidez, midriasis y micción frecuente. También son comunes las sensaciones somáticas subjetivas como frío , calor, entumecimiento, pesadez de piernas y dolor de cabeza, entre otras.

Los efectos psíquicos de los mismos hongos son:

1] Cambios en la percepción, que consisten en la aparición de alucinaciones; entre otras, fuentes de colores, arabescos y gran diversidad de figuras geométricas, manchas, líneas serpentiformes y formas caleidoscópicas que cambian rápidamente con destellos de luz dentro del cerebro; por otra parte, los colores naturales parecen más intensos y brillantes, y los sentidos, en general, se agudizan.

2] Sinestesias o traslación de un tipo sensorial a otro; por ejemplo, los sonidos o la música pueden ser percibidos como si fueran estímulos visuales o vibraciones corporales, y viceversa.

3] Cambios emocionales que se manifiestan en cambios súbitos del estado de ánimo, intenso afecto, sospecha y hostilidad.

4] Cambios en el entendimiento: rápida acumulación y desintegración de ideas, sensación de omnipotencia, confusión mental y dificultad para concentrarse en actividades conectadas con la realidad, incongruencia en las respuestas y actitudes, pérdida o alteración del sentido del tiempo; las partes del cuerpo del sujeto alucinado o de sus acompañantes parecen distorsionarse, alargarse, encogerse, alejarse, desvanecerse o desconectarse. Entre los fenómenos más interesantes en este tipo de cambios psíquicos sobresalen los de esquizofrenia o desdoblamiento de la personalidad, y los de despersonalización o separación del cuerpo y de la mente; las barreras entre el individuo y las demás personas desaparecen, de manera que existe la sensación de una fusión espiritual de unos seres humanos con otros. Finalmente, la dificultad para discernir entre lo real y lo irreal produce angustia, pero la salida de este trance es repentina cuando pasa el efecto de las toxinas psicotrópicas.

No parece imposible la aplicación de drogas alucinógenas en la terapéutica, aun cuando los diversos intentos para lograrlo no han tenido el éxito esperado

ni han logrado convencer a la generalidad de los médicos sobre la conveniencia de su uso en el tratamiento de ciertas enfermedades mentales, o bien de simples trastornos emotivos y de complejos que inhiben o hacen negativas las respuestas conductuales del individuo. Por otra parte, dichas drogas han sido valiosas en la investigación de los procesos que desencadenan los estados anormales de la mente y de la conducta y, en particular, en los casos de esquizofrenia.

El hombre, desde que existe, ha tenido la tendencia a escudriñar en la naturaleza; así pudo descubrir las propiedades peculiares de muchas plantas y ciertos hongos, como los alucinógenos, y su modo de acción en el organismo. Esto le permitió soñar profundamente y desbordar sus ilusiones y su imaginación en forma ilimitada, ligando en muchos casos los estimulantes de origen vegetal y fúngico a sus actividades místicas, religiosas, artísticas y científicas.

Según lo expuesto, puede considerarse, sin temor a exagerar, que las plantas y los hongos con propiedades alucinógenas han contribuido en forma muy importante a marcar la ruta en muchas etapas de la historia de la civilización. Este debe ser el motivo por el cual despierta tanto interés el estudio de las costumbres de los pueblos que, en forma tal vez anacrónica, mantienen ritos que son reminiscencia de prácticas ancestrales en las que era frecuente el uso de los alucinógenos.

Capítulo 16

Hongos Comestibles y su Cultivo

INTRODUCCIÓN

Desde tiempos remotos, el hombre ha utilizado los hongos como alimento; algunos de estos han sido considerados delicadezas gastronómicas cuando se consumen entre los ingredientes principales del material nutritivo, o simplemente como elementos complementarios y condimentos del mismo. Además, tienen gran importancia etnomicológica porque constituyen un alimento muy estimado por los indígenas de diversos grupos étnicos y, en general, por los campesinos de las regiones donde se desarrollan los hongos en abundancia, que principalmente son los bosques húmedos de las regiones templadas, cuyos constituyentes más frecuentes son encinos, ailes y coníferas, aunque también hay hongos comestibles en casi todas las regiones de la Tierra.

Es grande el número de especies inocuas de hongos, muchas de ellas comestibles, en relación con las especies venenosas o mortales o, por lo menos, que provocan alguna manifestación de toxicidad, desde leve hasta severa; no obstante, los especímenes de los hongos tóxicos pueden ser abundantes en ciertas regiones o en algunas épocas del año, de manera que es importante distinguir y seleccionar las comestibles, y evitar la confusión de estas con las venenosas.

CÓMO RECONOCER LOS HONGOS COMESTIBLES Y VENENOSOS

Aunque los hongos con fructificaciones pequeñas, o micromicetes, también están íntimamente relacionados con la alimentación y las intoxicaciones del hombre y de los animales domésticos, en el presente capítulo sólo se hará referencia a los hongos que tienen fructificaciones grandes, o macromicetes, generalmente llamados setas.

Muchas veces resulta difícil distinguir las especies comestibles de las venenosas o que, por lo menos, son algo tóxicas. Además, varios hongos son apreciados entré los comestibles en ciertos países o regiones y no en otros; por ejemplo, el tizón o cuitlacoche (*Ustilago maydis*), que parasita al maíz, es muy estimado en México, pero en otros países lo descartan entre los comestibles por ser considerado sospechoso de toxicidad y poco atractivo a la vista.

La dificultad para distinguir los hongos venenosos de los comestibles estriba en la imposibilidad de proporcionar una fórmula general para este propósito, pues deben ser descartadas, por falsas, las recomendaciones populares de observar el ennegrecimiento de un diente de ajo o de una moneda de plata colocados en el recipiente donde son hervidos y guisados los hongos, suponiendo que tal cambio se presenta en el caso de que los hongos sean venenosos. Esta y otras consejas populares carecen de base científica.

Según lo indicado, puede deducirse que la única manera posible de reconocer los hongos comestibles y de evitar una confusión que puede ser fatal, al utilizar como alimento alguna especie venenosa, es el estudio detallado de los hongos que se desarrollan en la zona donde se pretende hacer la recolección de ellos o, por lo menos, la observación minuciosa de los ejemplares de hongos recolectados o comprados en el mercado (figs. 635-657), después de recibir las instrucciones necesarias de una persona conocedora y familiarizada con el uso de hongos para fines culinarios. Conviene sugerir que, por lo menos, las personas que no se dedican al estudio de los hongos y dese-

an disfrutar de la delicadeza que ellos confieren a los platillos, seleccionen solamente, al menos en las etapas iniciales de sus prácticas gastronómicas con hongos, tres o cuatro especies como único material alimenticio, entre la gran diversidad de setas y otros macromicetes de los que pueden desarrollarse u ofrecerse en venta en una región determinada; esto se hace para evitar la posibilidad de utilizar un hongo desconocido para el supuesto consumidor, quien no sabría si la especie correspondiente es comestible o venenosa.

Según lo expuesto, resulta evidente que es indispensable poder identificar los hongos que se pretende usar como alimento, así como precisar. el nombre científico de cada especie de hongos que se desea cultivar. Además, de cada especie seleccionada para el cultivo, con frecuencia es necesario distinguir las características de las variedades y las diferentes cualidades de estas, con objeto de obtener un mejor material alimenticio que, por otra parte, ofrezca determinadas ventajas en su cultivo, pues los nombres vernáculos de los hongos comestibles, tanto de los silvestres como de los cultivados, son casi siempre muy numerosos y, desde luego, variables según el país y la región donde se consumen.

Si bien la mayoría de los hongos de importancia culinaria adoptan la forma de sombrillita, característica de las setas, hay otros muchos de formas muy diversas y diferentes a esta: esferoidales, claviformes, arbustiformes, coraliformes, discoidales, espongiformes y cerebriformes, entre otras.

Como en este breve capítulo es imposible hacer la descripción detallada de los numerosos hongos comestibles, silvestres y cultivados, que se consumen en el mundo, o por lo menos en una determinada región, sólo se hará mención de las principales especies de hongos cultivados en escala industrial, muchas de las cuales fueron ya citadas o descritas en capítulos anteriores de este libro; además, se explicarán los aspectos fundamentales de su cultivo.

Los hongos comestibles silvestres, así como los cultivados con el propósito de ser industrializados para la alimentación humana, quedan comprendidos en dos grandes grupos taxonómicos: Ascomycotina (ascomicetes) y Basidiomycotina (basidiomicetes).

ASCOMICETES COMESTIBLES CULTIVADOS

Los más apreciados por su delicado sabor pertenecen a los órdenes Pezizales y Tuberales, que comprenden los géneros *Morchella* (fam. Morchellaceae) y *Tuber* (fam. Tuberaceae), respectivamente.

• Morchella. Las especies del género *Morchella*, llamadas comúnmente morquelas, morillas, colmenas, colmenillas, elotes, elotitos o mazorquitas, pueden ser cultivadas con facilidad en el laboratorio a partir de esporas o de los tejidos de los ascocarpos. No obstante que su cultivo se ha intentado en múltiples ocasiones, la obtención de las fructificaciones (ascocarpos) en escala comercial no ha tenido éxito; sin embargo, se ha logrado la propagación de estas al incrementar la producción de las fructificaciones en los medios naturales donde se desarrollan estos hongos, añadiendo basura doméstica o de las industrias que utilizan manzanas como materia prima, en particular las cáscaras y el bagazo de dichas frutas, o bien preparando camas con capas alternantes de residuos de manzanas y papel viejo, en terrenos protegidos de los rayos directos del sol mediante la sombra de ciertos árboles, por ejemplo olmos, fresnos y cerezos, con cuya asociación se puede favorecer su desarrollo, pues se considera que estos hongos son micorrícicos facultativos, y sus micelios pueden desarrollarse en forma epibiótica sobre las raíces de los árboles sin penetrar en ellas. Para lograr el cultivo en esta forma, las camas así dispuestas son inoculadas con el micelio de la especie deseada, que puede ser obtenido en cultivo puro en el laboratorio, o bien sólo se procura la propagación del micelio ya establecido en el terreno donde se trata de producir los ascocarpos.

Por otra parte, el cultivo de los micelios puros de las morquelas tiene más perspectivas de éxito comercial en gran escala; en efecto, dichos micelios pueden obtenerse en forma de bolas compactas que tienen demanda para ser empleadas en la. preparación de determinados alimentos, en sustitución de las mencionadas fructificaciones, aunque estas siguen siendo de mayor aceptación en el comercio, sobre todo si se trata de preparar platillos de delicada confección culinaria en los que debe presentarse el hongo en la forma característica que aprecian los gastrónomos.

Muchas especies del género *Morchella* pueden ser propagadas o cultivadas en forma de bolas miceliales, pero las más frecuentemente seleccionadas para el cultivo son *M. esculenta* (fig. 349, sobre todo la forma conocida también como *M. hartensis*) y *M. castata*.

• *Tuber*. Las especies de este género, todas ellas hipogeas, son las que principalmente corresponden a los hongos llamados trufas (mismo nombre que se da a diversas especies hipogeas de otros géneros de ascomicetes); a estas también se las denomina trufas verdaderas para distinguirlas de otros hongos subterráneos, en particular de varias especies de basidiomicetes del grupo de los gasteromicetes, que tienen menor valor económico y que son conocidas con el nombre de trufas falsas.

La mayoría de las trufas verdaderas del género *Tuber* tienen color oscuro y, en este caso, se les llama trufas negras; no obstante, el ascocarpo también puede ser claro, como en el caso de la llamada trufa blanca del Piamonte: *T. magnatum*.

Las trufas negras son las más apreciadas por su sabor y olor delicados, en particular las que se desarrollan en Francia, en Italia y en España, por ejemplo *T. melanosporum*, *T. aestivum*, *T. uncinatum* y *T. brumale*.

T. melanosporum o trufa del Périgord (fig. 354) es la especie de mejor calidad y, por tanto, la que se cultiva con más frecuencia, para lo cual se siguen dos métodos: el directo y el indirecto, este último utilizado con fines comerciales.

El método directo consiste en la siembra de esporas, fragmentos de cuerpos fructíferos o cultivos de micelios de trufas en bosques de encinos propicios para el desarrollo de estos hongos, en la tierra situada alrededor de dichos árboles, con los cuales las trufas verdaderas forman micorrizas.

El método indirecto se basa en la diseminación natural del hongo mediante la plantación de pequeños encinos obtenidos de plántulas y de bellotas, provenientes de bosques donde normalmente se desarrollan las trufas, o de plántulas logradas en almácigos mediante la germinación de bellotas colectadas de suelos de los bosques mencionados, para asegurar que la superficie de las mismas esté inoculada con el micelio o las esporas de los hongos deseados. Mediante este procedimiento ha sido posible ampliar el área de distribución del cultivo de las trufas en Francia, Italia y España y, en el futuro, quizá se logre el cultivo comercial de estos hongos en otros países, utilizando en forma adecuada estos métodos y tal vez otros sistemas prácticos de inoculación.

Es interesante señalar que la forma de recolección de las trufas, por ser estas hipogeas, difiere de la que se emplea para los hongos epigeos, cuyas fructificaciones son notorias sobre la superficie del suelo. En el caso de las trufas, la recolección generalmente se efectúa con la ayuda de cerdos o perros truferos, que tienen avidez por dichos hongos y son capaces de identificar los lugares exactos donde estos se encuentran mediante su fina percepción olfativa. Algunas personas expertas en este tipo de recolección pueden ser capaces también de identificar los sitios donde se desarrollan las trufas, porque en ellos frecuentemente hay cierto cambio en el color de la vegetación y es posible percibir un ligero olor característico.

Otros hongos ascomicetes subterráneos, llamados también trufas, son los de la familia Terfeziaceae y del género *Terfezia*, como *T. leonis* (la llamada terfez o trufa del pobre), de la región del Mediterráneo, muy apreciados por los árabes del norte de África, también de valor culinario, pero no cultivados en escala comercial. Dichos hongos están asociados en forma parasítica con diversas especies de plantas de varias familias (cistáceas y compuestas, entre otras).

BASIDIOMICETES COMESTIBLES CULTIVADOS

Casi todos los hongos comestibles de importancia por su cultivo en escala industrial pertenecen a este grupo. En la industria se procura principalmente la obtención masiva de las fructificaciones (basidiocarpos) de las mismas, pero a veces también es importante la producción de micelio, tanto para la siembra como para su consumo directo. Se hará en seguida una breve explicación de los aspectos más sobresalientes sobre el cultivo de las especies de mayor interés en el campo industrial, en particular del agárico cultivado común (*Agaricus brunnescens*), cuyo cultivo es el más frecuente e intensivo, tanto en México como en otros países del mundo.

Con excepción de los hongos del género *Auricularia*, del orden Auriculariales (fam. Tremellaceae), todos los hongos aquí tratados pertenecen al orden Agaricales y quedan incluidos en los géneros *Agaricus* (fam. Agaricaceae), *Lentinus*, *Flammulina*, *Pleurotus*, *Tricholoma* (fam. Tricholomataceae), *Volvariella* (fam. Volvariaceae), *Pholiota* (fam. Cortinariaceae), *Kuehneromyces* y *Stropharia* (fam. Strophariaceae), y *Coprinus* (fam. Coprinaceae). Los hongos comestibles más importantes en lo industrial son los pertenecientes a los géneros *Agaricus*, *Lentinus*, *Pleurotus* y *Volvariella*. A su vez, de estos últimos géneros, las principales especies de interés comercial son: *A. brunnescens*, *A. bitorquis*, *L. edodes*, *P. ostreatus* y *V. volvacea*.

• *Agaricus brunnescens* (= *A. bisporus*, *A. campestris* var. *bisporus*; figs. 661-664, 666). Es el agárico cultivado común, llamado en México champiñón igual que otras especies afines, aunque impropiamente, pues este último término deriva de la palabra francesa champignon, que se aplica en esa lengua a los hongos en general, y no sólo a la especie tratada, o a otras especies del género *Agaricus*.

Esta es la especie de hongo comestible que ha sido más estudiada para obtener cada vez mayor rendimiento industrial mediante el control y afinamiento de cada una de las fases de su cultivo, de manera que, desde principios del siglo XVII, en que se inició el cultivo de esta especie en Francia, cerca de París, se han desarrollado diversos métodos que han podido ser perfeccionados durante el presente siglo gracias a la introducción, en la fase inicial de las técnicas seguidas en dichos métodos, de la llamada semilla micelial (*spawn* en inglés, o *blanc* en francés), que es el cultivo

del micelio del hongo en un sustrato adecuado y controlado científicamente para mantenerlo en estado puro.

Aunque existen muchas modalidades en el cultivo de este hongo, según el clima y el desarrollo económico de los diversos países donde se realiza (en Francia, por ejemplo, es muy común el cultivo en cuevas), el más generalizado es el cultivo en casas adaptadas para lograr la máxima producción de las fructificaciones del hongo en el menor tiempo posible.

El cultivo del agárico común será explicado aquí considerando seis fases: *a)* selección u obtención de las cepas; *b)* preparación de la semilla micelial; *c)* preparación del sustrato de cultivo, que es un abono compuesto llamado **composta** (del término inglés *compost*, y este del latín *compositus*, compuesto), para la producción de las fructificaciones (basidiocarpos); *d)* colocación del sustrato en camas, dispuestas a manera de literas, convenientemente arregladas en las casas adaptadas para el cultivo, y esterilización o pasteurización del mismo; *e)* inoculación del sustrato preparado en la forma antes indicada con la semilla micelial, e incubación del micelio hasta que sea posible obtener fructificaciones y lograr la cosecha de las mismas, y *f)* cosecha, limpieza y distribución en estado fresco, o preparación y conservación de las fructificaciones en muy diversas modalidades, según la tecnología que se siga, hasta la presentación final de este material alimenticio.

La selección u obtención de las cepas y la preparación de la semilla micelial son las fases básicas del proceso industrial orientado al cultivo de los hongos, pues las cepas deben ser vigorosas con objeto de obtener una semilla micelial abundante, capaz de desarrollarse profusamente en el sustrato de cultivo. La mayor parte de las cepas utilizadas actualmente en la industria han sido obtenidas cuidadosamente después de un complicado estudio de selección genética, que permite lograr las mejores cualidades morfológicas y fisiológicas del hongo, en relación con las características óptimas que requiere la industria en cuanto al sabor y a la conservación de las fructificaciones, así como con la resistencia de estas y del micelio a las plagas de artrópodos y nemátodos y a las enfermedades provocadas por virus, bacterias y diversos hongos que atacan el agárico común cultivado.

Una vez seleccionadas las cepas, estas se cultivan en frascos que contienen granos de cereales humedecidos (generalmente trigo, cebada, centeno, avena o sorgo) y que han sido sometidos a esterilización; se incuban a temperatura adecuada (alrededor de 25 °C) hasta que se observe que las vellosidades blancas del micelio han cubierto todos los granos. De esta manera se obtiene la semilla micelial con la que se inocula el sustrato de cultivo.

La preparación del sustrato de cultivo utilizando un abono compuesto o composta es también una fase fundamental para tener éxito en la producción industrial del agárico cultivado. Los materiales que se utilizan para componer este sustrato son muy diversos, pero el más usado es el estiércol de caballo, que se somete a un proceso de fermentación controlada, y que en una de sus fases es termógeno (por la intervención de microorganismos termofílicos), con objeto de eliminar el exceso de amoníaco, sustancia tóxica que contiene dicho estiércol, lograr un pH cercano a la neutralidad y un equilibrio conveniente en los gradientes de O_2 y CO_2. Para lograr esto, es necesario disponer el estiércol en pilas de determinado tamaño: si la temperatura es baja, las pilas deberán ser altas, anchas y largas; por el contrario, será conveniente que las pilas tengan dimensiones menores si la temperatura externa es alta, con objeto de controlar la temperatura del material sometido a fermentación en su etapa termógena. La preparación del abono se hace en una superficie plana de cemento, en la cual sea fácil efectuar la limpieza necesaria, así como regar y remover el estiércol para mantenerlo con una humedad y aireación convenientes durante el proceso de fermentación.

Otros materiales que se pueden usar, ya sea solos o mezclados con el estiércol de caballo, son: paja de trigo, de arroz o de otras gramíneas, bagazo de caña o rastrojo de diversas plantas, estiércol de aves de corral o gallinaza y aun estiércol vacuno, siempre y cuando se logre preparar un abono en el que se haya eliminado el amoníaco y se obtenga una proporción adecuada de los compuestos de carbono en relación con los de nitrógeno (proporción C/N). Esta proporción también puede lograrse añadiendo urea, sulfato de amonio u otros compuestos nitrogenados al terminar el proceso de fermentación del material que se utilizará como abono. Para mejorar la consistencia, complementar nutrimentos y ajustar el pH final de este material, también pueden añadirse diversas sustancias como carbonato de calcio, yeso o superfosfatos.

Se dice que hay casi tantos métodos de preparación del abono compuesto para el cultivo del agárico común como cultivadores, pero cualquiera que sea el método empleado es necesario tener en cuenta los datos antes señalados en cuanto a la proporción C/N, el pH, la temperatura, la aireación de las pilas y la adición de agua durante la fermentación y en la etapa final del proceso de preparación del abono compuesto.

Cuando hay escasez de estiércol de caballo puede usarse un abono preparado en forma sintética. Los ingredientes principales de este tipo de composta artificial son: paja de trigo, sangre desecada y fertilizantes comunes, principalmente superfosfatos, yeso, sulfato de potasio, carbonato de calcio y, en menor proporción, ciertas sales, como sulfatos de magnesio, hierro, cobre, cinc, aluminio y cromo.

Aunque el procedimiento para preparar los diferentes tipos de abonos compuestos difiere en algunos

detalles, deben tenerse siempre en consideración los mismos principios generales en cuanto a pH final (que debe oscilar entre 6 y 8), aireación, contenido de agua y proporción C/N, para obtener una degradación conveniente de la materia orgánica utilizada hasta lograr un humus de consistencia y constitución química adecuadas.

Una vez que el abono compuesto tiene las características convenientes para el cultivo del agárico común es colocado en las camas acondicionadas en las casas de cultivo, en las cuales se puede controlar la temperatura y la ventilación, y se efectúa la esterilización o pasteurización por medio de vapor de agua, con objeto de evitar el desarrollo de organismos con excepción del micelio del hongo que se desea cultivar; si la pasteurización no es realizada de manera correcta, se desarrollan junto con este otros hongos, así como diversos microorganismos, artrópodos y nematodos que abaten la producción del agárico cultivado o la anulan totalmente, ya sea por competencia ecológica o porque producen enfermedades y plagas en el cultivo de dicho hongo.

La siguiente fase consiste en la inoculación de la semilla micelial en el sustrato, según se indicó. El micelio se desarrollará profusamente en el sustrato hasta invadirlo por completo si las fases anteriores fueron satisfactorias, pues el hongo que se desea cultivar encontrará un medio adecuado, sin competencia ecológica, o bien, cuando esta se inicie, el micelio de dicho hongo tendrá suficiente vigor para lograr ventaja sobre los posibles competidores que entren durante el tiempo en que se desarrolla el micelio y se mantiene la producción de fructificaciones. En esta fase es importante mantener la temperatura alrededor de 25 °C durante el desarrollo del micelio (crecimiento vegetativo) y, una vez iniciada la formación de los primordios o botones, de los que se producirán las fructificaciones, la temperatura deberá ser bajada a 17 o 18 °C (hay variedades que son cultivadas en cuevas de temperatura baja, y que fructifican entre 12 y 15 °C). La ventilación y una proporción adecuada de CO_2 en el interior de las casas de cultivo son factores fundamentales para estimular el impulso inicial y la continuidad de la fructificación. Además, para lograr este fenómeno es importante cubrir con tierra esterilizada la superficie de las camas, una vez que el micelio ha invadido el abono compuesto; a esta maniobra se le da el nombre de cobertura del micelio o de las camas. En la actualidad, las grandes industrias para la producción del agárico cultivado tienden a sustituir el método tradicional de la producción en camas, dispuestas a manera de literas, por el procedimiento de esterilización en masa, colocando el abono en grandes túneles de fermentación, con capacidad de varias toneladas para el material de composteo, de los cuales se pasa dicho material, ya esterilizado, a grandes naves o planchas de cultivo del micelio y de producción de fructificaciones, sea en cajas, charolas o bolsas de plástico; o bien de los túneles de esterilización se transporta el abono compuesto, inoculado con la semilla micelial, a las casas para el crecimiento del micelio, y de estas a las casas donde se desarrollan las fructificaciones.

La cosecha y la limpieza, la distribución de las fructificaciones frescas en el mercado y la preparación y conservación de las mismas en latas o en frascos son procesos que siguen los lineamientos de una tecnología de alimentos más o menos variable y complicada según la magnitud de la industria, las modalidades adoptadas por esta y las demandas comerciales de tipo local, nacional o internacional.

• *Agaricus bitorquis* (= *A. rodmanii*). Es otra especie de agárico cultivado que corresponde al champiñón o agárico bianillado. Puede ser identificada por su estípite corto, provisto de un anillo doble y de pocos filamentos miceliales en la base; además, tiene el píleo blanco y sedoso y las láminas se vuelven muy oscuras al llegar a la madurez; debido a este último carácter, el hongo debe ser cosechado en estado de botón o poco antes de que se rompa el velo que cubre las láminas.

Esta especie, que fructifica a temperaturas superiores (25 °C) y a mayores concentraciones de CO_2 que *A. brunnescens*, es cultivada con frecuencia en sustitución de la última especie mencionada (que fructifica entre 12 y 18 °C), sobre todo en regiones tropicales y subtropicales, y en algunas regiones templadas, durante el verano.

En relación con *A. brunnescens*, *A. bitorquis* tiene menos tendencia a mancharse y es más resistente a la presión, al frotamiento y a ciertas enfermedades causadas por virus, pero tiene un período de crecimiento más largo, y es más susceptible a varias enfermedades bacterianas y fúngicas y al ataque de plagas de artrópodos; además, tiene cierta dureza y un sabor muy intenso para el gusto de algunos consumidores. Por otra parte, *A. bitorquis* es un buen material para ser conservado en latas, sobre todo en rebanadas, pues cuando se conservan los hongos completos, en ciertos casos caen algunos fragmentos de los velos que cubren las láminas de los píleos y se enturbia el líquido de la conserva.

• *Lentinus edodes* (= *Cortinellus shiitake*). Es el shiitake de los japoneses o el hoang-ko de los chinos (fig. 669). En el oriente de Asia es uno de los hongos comestibles más estimados. Fue cultivado en China sobre troncos de árboles muertos, aunque en forma rudimentaria, desde el siglo XII, y parece haber sido utilizado como alimento, primero en ese país, y posteriormente en Japón, desde los primeros siglos de la era cristiana.

Las especies de árboles en cuyos troncos es posible cultivar el shiitake (hongo del shii u hongo del castaño; del japonés *shii*, castaño, y *take*, hongo) son sobre todo aquellas en las que dicho hongo crece espontáneamente en la naturaleza y que pertenecen a los gé-

neros *Quercus* y *Cyclobalanopsis* (encinos), *Castanea* (castaños), *Carpinus* (carpes) y *Castanopsis* (como el castaño japonés o *shii*: *C. cuspidata* y *C. cuspidata* var. *shiboldii*). Una de las técnicas primitivas para lograr el cultivo de este hongo consiste en hacer hendiduras en los troncos de árboles, con la ayuda de un hacha u otra herramienta adecuada, con objeto de que pasen por allí las esporas del hongo arrastradas por el biento, de manera que estas germinen en la madera donde se puede desarrollar el micelio hasta formar basidiocarpos. Aproximadamente en la segunda década del presente siglo fue modificada esta técnica mediante el uso de una suspensión de esporas del hongo para inocular los troncos de madera seleccionados como sustrato de cultivo, lo que permitió una producción más constante de las fructificaciones deseadas.

En la actualidad, la producción industrial del shiitake se efectúa mediante la técnica de la semilla micelial (*spawn*), que consiste en inocular cultivos puros de micelio (preparados de manera especial en cuñas de madera o en aserrín) en los troncos y ramas gruesas de los árboles seleccionados; estos, de preferencia, deben ser cortados a fines del otoño, en el invierno, o a principios de la primavera, para asegurar un mayor contenido de azúcar en la madera, y se mantienen en el bosque hasta que llega el tiempo de la inoculación; entonces se fragmentan los troncos en trozos de 1 a 1.5 m de largo por 5 a 20 cm de diámetro, y los cultivos se mantienen cerca de los bosques, en lugares abiertos que tengan una temperatura comprendida entre 24 y 28 °C, o cercana a esta, que es la óptima para el desarrollo del micelio, sin efectuar un control especial de los factores ambientales, pero colocando los leños inoculados en camas y en una determinada posición oblicua, casi horizontal, para facilitar la aireación y, en ciertos casos, con cierta protección para evitar la desecación o la humedad excesiva proveniente de la lluvia.

Después de un año o año y medio de haberse efectuado la inoculación, tiempo en el cual el micelio invade los trozos de madera, generalmente en el invierno, estos son transportados a otro terreno adaptado a las condiciones óptimas para la fructificación del hongo, con más humedad, más sombra, con una temperatura comprendida entre 12 y 20 °C, y donde los trozos de madera son colocados en posición oblicua, casi vertical, reclinados contra cercas de bambú. En estas condiciones, la cosecha se efectúa por lo común desde el principio de la primavera.

Actualmente, el shiitake puede cosecharse en todas las estaciones, cuando es cultivado en invernaderos mediante el método que se practica sobre todo en los suburbios de las ciudades, siguiendo un procedimiento semejante al descrito antes para el cultivo a la intemperie.

• *Pleurotus ostreatus*. En México recibe el nombre de oreja u oreja de cazahuate (figs. 667-668, 670-671), pero los cultivadores de hongos lo denominan también pleurotus o pleuroto. Puede ser cultivado en un medio preparado con materiales celulósicos, como fragmentos de papel, aserrín de pino o de encino, o con paja de gramíneas y harina de frijol , al que se le adicionan algunas sales minerales como carbonato y sulfato de calcio; también es cultivado en tocones o troncos de árboles muertos y en una variedad de desperdicios agrícolas lignocelulósicos, los cuales contienen aproximadamente 60-70 % de celulosa y 15 % de lignina (rastrojo de maíz o de sorgo, olotes de maíz y bagazo de caña de azúcar o de café), debido a que tienen la capacidad de desdoblar la lignina sin que sea necesario efectuar una fermentación previa u otro tipo complicado de preparación química o biológica. Algunas cepas de *P. ostreatus* destruyen más rápidamente la lignina que la celulosa, de manera que es posible que sólo se conserve la última en los materiales lignocelulósicos donde dichas cepas son cultivadas, por lo que el residuo celulósico y hemicelulósico puede ser aprovechado, por ejemplo, como forraje para el ganado, ya que es de más fácil digestión que los materiales que contienen lignina. No obstante, el cultivo de estos hongos en escala industrial todavía presenta algunas dificultades, pues las cepas silvestres esporógenas producen reacciones alérgicas en las personas susceptibles que manejan el cultivo de esta especie. En la actualidad se pretende cultivar sólo las cepas asporógenas obtenidas por mutación y selección genética con objeto de evitar dicha acción nociva de las esporas del hongo.

• *Volvariella volvacea*. Esta especie (fig. 672) es conocida con los nombres comunes de seta china, seta china de la paja, seta de la paja o seta de la paja del arroz (en inglés *paddy straw mushroom*) y puede ser cultivada siguiendo procedimientos sencillos o complicados. Al parecer un procedimiento sencillo o primitivo de cultivo fue iniciado en China, por lo menos desde el último cuarto del siglo pasado, pues hay constancia de que en ese país la seta china era consumida como alimento muchos siglos antes de que se iniciara su cultivo, aprovechando la recolección de las fructificaciones en sus medios naturales, en particular restos vegetales húmedos, por ejemplo, paja de arroz u otros cereales, bagazo de caña de azúcar y madera en putrefacción.

Los procedimientos sencillos o primitivos de cultivo consisten en aprovechar como sustrato montones de paja de arroz, y ocasionalmente de otras gramíneas, así como diversos residuos vegetales a los que puede añadirse estiércol de vaca. Estos montones de paja son humedecidos y se dejan fermentar varios días, amarrándose en pequeños haces que son cubiertos con paja para protegerlos de la desecación y de los agentes nocivos del medio externo. En estas condiciones empiezan a brotar las fructificaciones en unas dos semanas.

En la actualidad, la seta china es cultivada no sólo en ese país, sino también en la India, en Japón, en los

países del sudeste de Asia, en Indonesia y en Filipinas, donde es apreciada como una delicadeza para la alimentación humana. Su cultivo se ha extendido recientemente a algunos países de África, sobre todo a Nigeria y Madagascar y, en el futuro, podría ser importante también en diversas regiones tropicales de otras partes del mundo, pues el hongo no se desarrolla a temperaturas menores de 20 °C y tiene un crecimiento óptimo entre 28 y 45 °C.

Aunque todavía en la época actual se sigue utilizando un procedimiento de cultivo al aire libre, semejante al primitivo pero con diversas modificaciones, en muchos lugares se emplea un procedimiento más complicado con el propósito de lograr un mejor control en el cultivo y, por tanto, una producción óptima que pueda satisfacer la demanda, cada vez mayor, de la seta china. El cultivo de esta seta también se hace en espacios cerrados, con humedad, temperatura y aireación controladas y utilizando varios sustratos vegetales; además de la paja de arroz y de otros cereales, se pueden utilizar, por ejemplo, hojas de plátano desecadas, lirio acuático y desechos de diversas industrias, principalmente del algodón, de la caña de azúcar y de las palmas de sagú y del coquito de aceite. Con algunos de estos sustratos se preparan abonos compuestos que permiten obtener mejores rendimientos cuando son inoculados con micelio, ya sea del obtenido de un medio natural o de un cultivo anterior. Se llegan a obtener rendimientos óptimos cuando la inoculación se hace con semilla micelial pura y el cultivo se mantiene controlado en todas sus fases.

OTROS BASIDIOMICETES CULTIVADOS

Aunque muchas especies de basidiomicetes tienen la perspectiva de ser cultivados en el futuro, sólo algunas más, aparte de las mencionadas, son cultivadas en la actualidad en escala industrial, entre ellas: *Flammulina velutipes*, *Pholiota nameko*, *Tricholoma matsutake*, varias especies del género *Auricularia* y *Tremella fuciformis*.

• *Flammulina velutipes* (= *Collybia velutipes*). Corresponde al llamado hongo dorado, el cual recibe el nombre de inokitake en Japón, que es casi el único país productor, aunque también se cultiva en Taiwan.

Este hongo es cultivado en un abono compuesto de polvo de madera y salvado de arroz. Durante la fase del desarrollo vegetativo, en los cuartos de cultivo, conviene ajustar la temperatura entre 18 y 22 °C, en tanto que, antes de la formación de los primordios de las fructificaciones, la temperatura debe ser bajada entre 10 y 12 °C y, una vez que se inicia la fructificación, se abate aún más, entre 3 y 8 °C, para evitar que el crecimiento de los basidiocarpos sea demasiado rápido y estos tengan baja calidad debido a que, a temperaturas superiores a estas últimas, dichas fructificaciones se forman largas y delgadas. Esto concuerda con el hecho de que esta especie, en condiciones naturales, fructifica sobre madera muerta en bosques templados de diversos lugares del mundo, principalmente en el invierno (desde fines del verano hasta principios de la primavera). El hongo se vende fresco y enlatado.

• *Pholiota nameko* (= *Ph. glutinosa*). Recibe la denominación específica del nombre nameko o nametake (palabra que significa en japonés hongo viscoso) que se aplica en Japón, único país donde es cultivado este hongo, igual que la especie anterior, en un medio preparado con polvo de madera y salvado de arroz; además, puede ser cultivado en ciertos medios artificiales, pero hasta hace poco tiempo sólo se hacía en bosques, sobre fragmentos de madera o troncos de árboles aserrados. La temperatura óptima para el desarrollo del micelio es de 24 a 26 °C, en tanto que durante la fase de fructificación la temperatura máxima conveniente es de 15 a 20 °C, y la óptima para obtener fructificaciones de mayor tamaño y más robustas es de 5 a 8 °C. Se distribuye en el mercado tanto fresco como procesado.

• *Tricholoma matsutake*. Es el hongo japonés del pino, cuyo nombre específico deriva de la palabra *matsu* (que en japonés significa pino). Corresponde a una especie micorrícica que se desarrolla, en forma espontánea, principalmente en pinares del Japón, constituidos por *Pinus densiflora*, en los que fructifica durante el verano formando anillos de brujas, aunque también se desarrolla en bosques de otras pináceas tanto de Japón como de Corea, Taiwan y ciertas regiones de China.

Como en el caso de otras especies micorrícicas, su cultivo se logra acondicionando el medio natural seleccionado con objeto de favorecer el desarrollo del hongo, además de por la inoculación artificial de este último en dicho medio. La inoculación del hongo puede hacerse diseminando las basidiosporas o plantando las fructificaciones en las raíces finas de los pinos; también, trasplantando las micorrizas al lugar seleccionado, ya sea introduciendo sólo el micelio de las mismas, este con las fructificaciones, o pinitos cuyas raíces estén asociadas con micorrizas. Los pinitos provistos con micorrizas se obtienen de los que crecen donde el hongo se desarrolla en forma natural, o bien sembrando en macetas plántulas de pino inoculadas con cultivos puros del hongo. Una vez que se desarrollan las micorrizas en los pinitos, estos son trasplantados a los bosques en donde se desea propa-

gar el matsutake.

• *Auricularia* (varias especies). *A. polytricha* (= *A. cornea*, fig. 397), que crece espontáneamente en diversas regiones tropicales y subtropicales del mundo, es la especie más frecuentemente cultivada del género *Auricularia*, sobre todo en China, Japón y Taiwan; aunque otras especies del mismo género, en su mayor parte cosmopolitas y comestibles, se desarrollan en las zonas templadas y subtropicales (*A. auricula*, figs. 389, 393), en las tropicales (*A. delicata*, figs. 394-395) o tienen un amplio rango de distribución en todas las zonas mencionadas (*A. fuscosuccinea*, fig. 396).

Las auricularias reciben también los nombres comunes de oreja, hongo oreja, oreja de Judas, oreja de judío y oreja de la madera u oreja de árbol, debido a la forma de sus fructificaciones y a la disposición de las mismas en sus sustratos naturales, que son los fragmentos de la madera de los bosques y los troncos o tocones de los árboles muertos. En China estos hongos, conocidos con el nombre de mu-erh, eran usados como alimento aproximadamente desde el siglo III aC, y en la actualidad siguen siendo muy apreciados en este y en otros países de Asia, donde forman parte de numerosas preparaciones culinarias, muchas de ellas de gran delicadeza, además del gran atractivo que ejercen en los turistas que gustan de la comida china, la cual tiene una aceptación casi internacional.

En la Antigüedad, las auricularias eran cultivadas en trozos de madera en los que se dispersaba el micelio proveniente de troncos infectados con el mismo y, eventualmente, también se hacía la inoculación diceminando sobre el sustrato esporas de las fructificaciones maduras. En la actualidad, los métodos de cultivo de estos hongos son parecidos a los descritos para otros, en particular el shiitake, pues se hace una preparación de semilla micelial pura, la cual es utilizada para inocular trozos de madera dispuestos en forma favorable para el desarrollo del micelio y de las fructificaciones. Esta semilla micelial también puede ser cultivada en bolsas de plástico que contienen un abono compuesto de polvo de madera y salvado de arroz, y la inoculación del micelio, hasta obtener fructificaciones, se hace entre 25 y 28 °C en casas parecidas a las utilizadas para el cultivo de los hongos del género *Agaricus*, pero con las modalidades necesarias para obtener las fructificaciones, que se forman como repisas en la superficie del sustrato, arreglada a manera de pared, para lo cual es necesario separar el plástico de las bolsas una vez que el micelio ha invadido totalmente el abono compuesto y se va a iniciar la formación de las fructificaciones.

• *Tremella fuciformis*. Es el hongo gelatinoso blanco, muy apreciado en China como medicinal y comestible, donde también se le llama oreja de plata. Se desarrolla en los bosques húmedos, sobre troncos muertos de diversos árboles, principalmente en varias regiones subtropicales del mundo, aunque también prospera, de manera cosmopolita, en regiones tropicales, templadas y frías.

El cultivo de este hongo, restringido a China y Taiwan y, en menor escala, a Japón, se hace de manera semejante a la explicada para el shiitake, en troncos de árboles o trozos de madera que en un principio eran inoculados con micelio o con fructificaciones viejas provenientes de sustratos invadidos por dicho hongo gelatinoso; pero en la actualidad se usa como inóculo una semilla micelial pura, con la ventaja de que pueden ser empleados, como sustratos, fragmentos de madera provenientes de muchas especies de árboles. La fructificación se logra en casas de plástico, a la temperatura de 20 a 27 °C, controlando la ventilación, así como el mantenimiento de una humedad conveniente (85-95%).

Este hongo, igual que las auricularias, es muy estimado en China en la preparación de diversos tipos de alimentos, y de dicho país es exportado, principalmente en forma seca y en cantidad considerable, a diversas partes del mundo, en las que tiene una gran demanda para confeccionar la apreciable comida estilo chino.

INVESTIGACIONES RECIENTES, TENDENCIAS ACTUALES Y PERSPECTIVAS SOBRE EL CULTIVO DE LOS HONGOS COMESTIBLES

Según se indicó en este capítulo, sólo hay pocas especies de hongos comestibles en el mundo que son cultivadas en escala industrial en relación con los cientos de especies de hongos comestibles que se desarrollan en estado silvestre. Esto indica que la lista de las especies cultivadas de este último tipo de hongos podría ser incrementada en el futuro, una vez que sean resueltos los diversos problemas sobre el control de los factores biológicos, técnicos y económicos que limitan esta posibilidad. Además, los cultivos localizados de muchas especies podrían extenderse a diversas regiones del mundo donde las condiciones sean favorables para lograr los cultivos de dichas especies.

Desde hace varias décadas se han hecho numerosas investigaciones en varios países del mundo, especialmente en Europa, Estados Unidos, China y Japón, para lograr los cultivos industriales de otras especies de hongos comestibles distintos a los que fueron explicados. Debido a este esfuerzo, en la actualidad

Figuras 637-648. Basidiocarpos de diversas especies de hongos silvestres comestibles (Holobasidiomycetes).

637. *Amanita calyptratoides*, × 0.5. **638.** *A. caesarea*, × 0.2. **639-640.** *A. vaginata*, × 0.5. **641.** *A. tuza*, × 0.5. **642.** *Boletus erythropus*, × 0.5. **643.** *B. edulis*, × 0.5. **644-645.** *Cantharellus cibarius*, × 0.7. y 1, respectivamente. **646.** *Laccaria laccata*, × 1. **647.** *Collybia dryophila*, × 1. **648.** *Gomphus floccosus*, × 0.7.

Figuras 649-657. Todas, excepto la última figura, son de basidiocarpos de diversas especies de hongos silvestres comestibles (Holobasidiomycetes).

649. *Lactarius indigo*, × 0.5. **650.** *L. vellereus*, × 0.5. **651**. *Lyophyllum decastes*, × 1. **652-653.** *Melanoleuca melaleuca*, × 1. **654.** *Pleurotus ostreatus*, × 1. **655.** *Rhodophyllus abortivus*, × 1. **656.** *Russula delica*, × 0.3. **657.** Esferocistos y basidiosporas de *Russula* sp., × 1 000.

Figuras 658-663. Hongos comestibles cultivados. Algunas etapas del proceso del cultivo del champiñón, *Agaricus brunnescens* (= *A. bisporus*) (Holobasidiomycetes).

658-659. Preparación del estiércol de caballo para la obtención del abono compuesto (composta) en una planta de cultivo de champiñones en el Estado de México; el polvo blanco es carbonato de calcio, que es añadido para regular el pH. **660.** Fermentación del abono compuesto en la misma planta. **661.** Micelio del hongo siendo propagado en granos de trigo previamente esterilizados. **662.** Micelios de la cepa del hongo seleccionada, en cultivo puro en agar. **663.** Primordios (botones) de basidiocarpos comenzando a brotar de la tierra que cubre el abono compuesto, distribuido en las camas de cultivo.

Figuras 664-669. Hongos comestibles cultivados (Holobasidiomycetes).

664. Racimos de basidiocarpos de *Agaricus brunnescens* cultivados en abono compuesto, justo antes de ser cosechados, en una planta del Estado de México. **665.** Grandes naves modernas donde se prepara el abono compuesto que se utiliza para cultivar champiñones a grandes escalas en Holanda. **666.** Camas de metal modernas para el cultivo de champiñones en Holanda. **667-668.** Cultivo industrial de *Pleurotus ostreatus*, desarrollándose en un sustrato preparado con pajas de maíz y trigo, en Italia y Hungría, respectivamente. **669.** Cultivo de *Lentinus edodes* (el shütake japonés) en trozos de encino al aire libre, en un bosque de Japón.


637
638
639
Anillo
640
Anillo
Volva
641
642
643
644
645
646
647
648


649


650


651


652


653


654


655


656

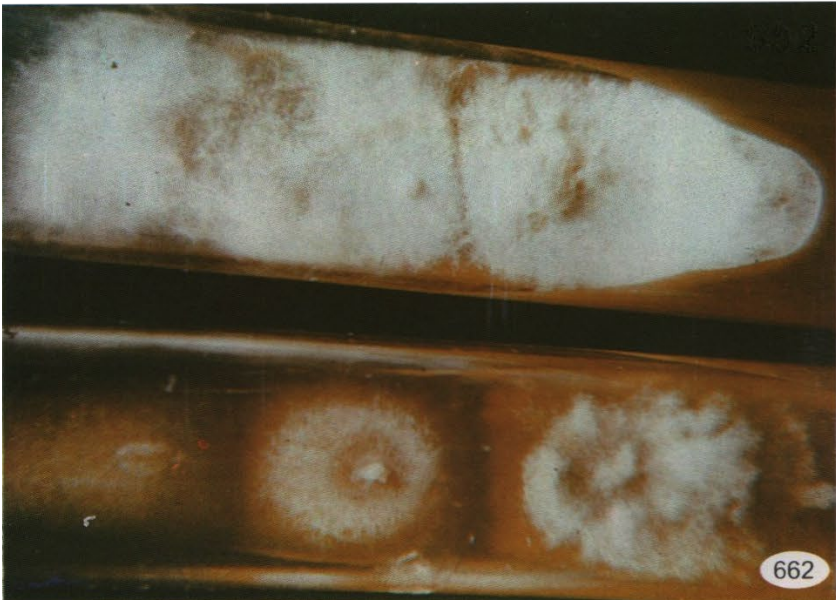

657


658


659


660


661


662

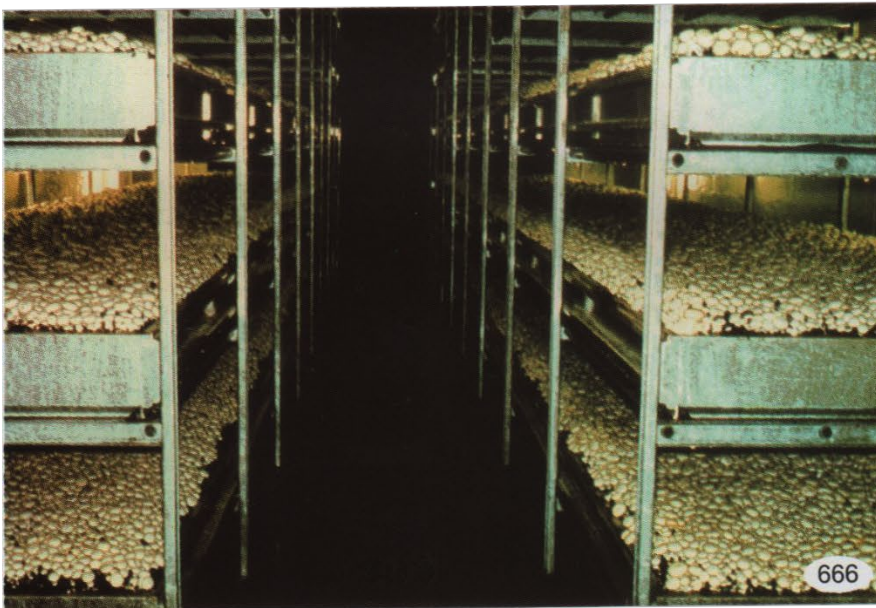

663



664



665



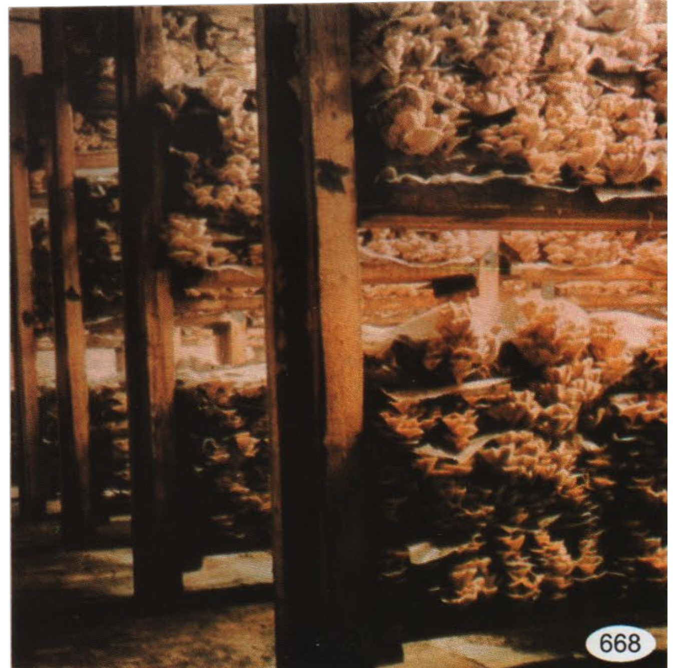
666



667



669



668

es posible cultivar, por ejemplo, las siguientes especies: *Kuehneromyces mutabilis* (= *Pholiota mutabilis*), la foliota mudable o cambiante, llamada así porque el píleo es higrófano; este hongo destruye la madera, en la que ocasiona una pudrición blanca. *Pholiota aegerita* (= *Agrocybe aegerita*), el hongo del sauce u hongo del álamo, es otra especie lignícola, muy apreciada entre las comestibles en la región mediterránea de Europa desde la época del Imperio Romano, cuando se le daba el nombre de *aegerita*, y que en la actualidad sólo es semicultivada, principalmente en Italia, aunque en el futuro podría ser cultivada en forma intensiva. *Stropharia rugosoanulata*, la estrofaria de anillo rugoso, cuyas fructificaciones, en su variedad gigante del jardín, pesan 60 g y forman un píleo que puede alcanzar hasta 40 cm de diámetro; esta especie puede ser cultivada de manera sencilla y económica en un sustrato preparado en camas de paja de cereales o de paja de lino, sin necesidad de añadir otros componentes. *Coprinus fimetarius* que, como otros de su género, es un hongo de los corrales u hongo de los estercolares (del latín *fimetum*, estercolar, *defimus*, estiércol); también puede ser cultivado fácilmente en un abono compuesto por paja y nitrato de calcio (o carbonato de calcio y nitrato de amonio) utilizando una semilla micelial preparada de manera semejante a la mencionada para las especies del género *Agaricus*, y manteniendo las casas de cultivo iluminadas, pues requiere luz para fructificar. *Coprinus comatus* (fig. 673), el caprino cabelludo, caprino de mechones o matacandelas, es otra especie que puede ser cultivada, en escala agrícola, en condiciones muy semejantes a las descritas para el agárico común. El inconveniente de esta última especie es que, como la mayoría de los representantes del género *Coprinus*, entra muy rápidamente en descomposición autolítica una vez que llega a la madurez, por lo que sólo debe ser consumido cuando está tierno y poco después de la recolección de las fructificaciones. Por el contrario, las fructificaciones de *C. fimetarius* pueden durar en buen estado varios días después de la cosecha si se mantienen en refrigeración y, además, pueden ser secadas o enlatadas.

Los géneros de hongos mencionados en este tema, con sus correspondientes especies comestibles cultivadas o con la posibilidad de ser cultivadas en el futuro, pueden ser clasificados en la siguiente forma, de acuerdo con su hábitat en la naturaleza y los sustratos o abonos compuestos (compostas) adecuados para el cultivo: 1] *Ustilago*, con una especie comestible parásita de las mazorcas del maíz (*U. maydis*), cuya propagación con fines comerciales ha sido intentada ocasionalmente en México (podría plantearse el cultivo de otros hongos comestibles, parásitos facultativos u obligados de vegetales, como los correspondientes a los géneros *Terfezia*, *Cyttaria*, *Armillariella* y *Sparassis*). 2] *Tuber* y *Tricholoma*, con especies micorrícicas estrictas (sería muy importante lograr el cultivo o mejorar las técnicas de propagación de especies comestibles, también micorrícicas estrictas, muy estimadas en el arte culinario, de los géneros *Boletus*, *Cantharellus*, *Amanita*, *Amanitopsis*, *Lactarius* y *Russula*, entre otros). 3] *Morchella*, que incluye especies micorrícicas facultativas que pueden ser propagadas en suelos ricos en humus (algunas especies de *Lepiota*, *Lepista*, *Laccaria* y *Marasmius* podrían ser cultivadas en sustratos de este tipo). 4] *Agaricus*, cuyas especies saprobias se desarrollan en sustratos con abundante materia orgánica o humus, en suelos de praderas o de bosques, y sólo pueden ser cultivadas en sustratos complejos, preparados mediante un largo proceso de transformación de la materia prima hasta obtener abonos compuestos (compostas) 5] *Volvariella*, *Stropharia* y *Coprinus*, con especies saprobias que pueden desarrollarse en residuos vegetales o en excrementos de animales, y que pueden ser cultivadas en sustratos naturales poco transformados o en abonos compuestos de preparación sencilla. 6] *Lentinus*, *Pleurotus*, *Pholiota*, *Flammulina*, *Kuehneromyces*, *Auricularia* y *Tremella*, que comprenden especies capaces de prosperar en madera, paja u otros materiales lignocelulósicos frescos o poco degradados (algunas especies de *Polyporus* podrían ser consideradas en este grupo).

Las investigaciones recientes sobre el cultivo de los hongos comestibles permiten predecir que, siguiendo las tendencias actuales de buscar nuevos productos alimenticios que, como los hongos, tengan un contenido considerable de proteínas y vitaminas, hay bastantes perspectivas para que en un futuro cercano se puedan cultivar casi todos los hongos comestibles, incluyendo muchos de los micorrícicos que en la actualidad aún no son cultivados en medios artificiales, debido a que se desconoce, o sólo se ha descubierto parcialmente, el proceso íntimo de su fisiología y de las complicadas relaciones con sus plantas hospederas. No obstante, el notable incremento de las investigaciones actuales sobre las necesidades de nutrición de los hongos micorrícicos abre nuevas perspectivas para el cultivo de estos hongos que, aunque son los más difíciles de cultivar, en algunos casos se ha logrado la propagación de los mismos en sus medios naturales, según se explicó antes, por ejemplo para las morquelas, las trufas y el matsutake.

Una vez logrado el cultivo de un gran número de hongos comestibles, aún tendrían que continuarse las investigaciones, muchas de las cuales ya están en proceso, para cada una de las especies de estos hongos, con posibilidades de llegar a ser industrializada según las ventajas y desventajas que presenta su cultivo y las de su posible tecnología, en relación con su distribución y aceptación en el mercado.

También es importante la investigación sobre costos de producción para obtener balances favorables en las industrias basadas en el cultivo de hongos comestibles y de sus derivados, tratando de encontrar materias primas baratas y abundantes capaces de proporcionar un buen rendimiento económico a las

Figuras 670-673. Hongos comestibles cultivados (Holobasidiomycetes).

670. Basidiocarpos de *Pleurotus ostreatus*, desarrollándose a partir del micelio cultivado en aserrín dentro de bolsas de polietileno, en Italia. **671.** Basidiocarpos de *P. ostreatus* creciendo en paja de trigo, en Holanda. **672.** Basidiocarpos de *Volvariella volvacea* (el hongo de la paja de arroz), una especie que también es cultivada a nivel industrial. **673.** Basidiocarpos de *Coprinus comatus* cultivados en Holanda, utilizando el mismo abono compuesto en el que se cultiva el champiñón.


670


671


672


673

empresas; al mismo tiempo, un enfoque acertado de dichas industrias puede ser una perspectiva para contribuir a resolver el problema de la alimentación en el mundo. Sobre este asunto, puede pensarse además en la posibilidad de Iniciar o de incrementar la producción local o familiar de varias especies de hongos comestibles, una vez que se disponga de materias primas baratas y de métodos sencillos para lograr dicha producción a nivel popular.

Para alcanzar las metas señaladas es necesario seguir enfoques de investigación básica sobre los hongos cultivados, con la perspectiva de lograr aplicaciones prácticas en el futuro, esto por considerar que, sin los conocimientos fundamentales, relacionados con la biología de los hongos que se desea cultivar, es poco probable que se obtengan buenos resultados, seguros y estables, en las industrias que dependen de un buen control del crecimiento de ciertos hongos comestibles y de la capacidad para lograr y mantener una producción masiva de sus fructificaciones y, por tanto, para sostener un balance económico favorable en dichas industrias. Con este enfoque, la tecnología de los hongos comestibles puede sacar provecho de la investigación básica sobre sus características biológicas y viceversa.

Algunos de los principales enfoques de las investígaciones recientes, tanto básicas como de aplicación inmediata, sobre los hongos comestibles cultivados en la actualidad o con perspectivas de ser cultivados en el futuro, tratan de profundizar en los siguientes campos de la biología y de las distintas fases del cultivo de dichos hongos: *a)* germinación de esporas, sexualidad e hibridación, con objeto de lograr nuevas cepas con buenas cualidades de crecimiento y de resistencia a las enfermedades y plagas, así como de mantener las seleccionadas en su máximo vigor, tanto en el desarrollo del micelio como en la producción de las fructificaciones; *b)* conservación de las cepas seleccionadas mediante los métodos más apropiados para evitar cambios indeseables debidos a mutaciones inesperadas de dichas cepas e incluso la muerte de las mismas; *c)* conservación y manejo de la semilla micelial; *d)* fisiología de las distintas fases de los ciclos biológicos de los hongos comestibles, en particular de la nutrición de los mismos, para encontrar los medios de cultivo óptimos para dichos hongos; *e)* control de las condiciones ambientales más favorables para el mejor desarrollo de los hongos comestibles cultivados en todas las fases de su crecimiento; *f)* condiciones climáticas y económicas de las localidades donde se van a hacer los cultivos de los hongos; estas condiciones, a su vez, crean diferencias en la disponibilidad de los materiales de los medios de cultivo, así como de trabajo manual y de máquinas; *g)* selección, entre la gran variedad de materias primas, de los medios de cultivo de los hongos comestibles y la disponibilidad de las más baratas o posiblemente gratuitas (desperdicios agrícolas, familiares e industriales); *h)* nuevos métodos de cultivo tanto para obtener micelio como fructificaciones; *i)* cosecha y procesamiento del producto obtenido; *j)* composición química y valor nutritivo de las diversas especies de hongos comestibles cultivados; *k)* actividades bioquímicas y efectos fisiológicos de los hongos comestibles; *l)* capacidad de antibiosis y posible uso en la medicina de algunos hongos comestibles; *m)* cultivo potencial de especies de hongos comestibles aún no industrializadas; *n)* aspectos económicos en relación con los problemas de producción así como con la demanda local y mundial de cada una de las especies cultivadas de hongos comestibles; *ñ)* estudios etnomicológicos relacionados con el aspecto histórico de los hongos comestibles y con su diferente aceptación, por los diversos grupos étnicos de las sociedades humanas en la actualidad, de la tecnología de dichos hongos o de productos derivados del cultivo de los mismos, y *o)* métodos de cultivo que permitan contribuir a resolver o aligerar el problema de la desnutrición de los grupos humanos más pobres del mundo mediante el aumento y la mejor calidad de los alimentos.

Capítulo 17

Hongos de Importancia Etnológica e Industrial

Obtención de Alimentos y Bebidas Fermentados, Fármacos y otros Productos de Importancia Industrial

INTRODUCCIÓN

Aun cuando los hongos agaricáceos comestibles o los alucinógenos tienen importancia etnológica e industrial, particularmente los comestibles que se cultivan en gran escala para ser utilizados directamente como alimento del hombre, no se incluyen en el presente capítulo, sino que son tratados, con cierto detalle, en capítulos separados tomando en cuenta su gran importancia para el hombre. El capítulo 16 trata los aspectos más sobresalientes de los Hongos comestibles y su cultivo, y el capítulo 15, Hongos tóxicos: micotoxinas, micotoxicosis y micetismos, incluye una discusión sobre la importancia antropológica y psicofarmacológica de los hongos alucinógenos y, en general, de los hongos tóxicos y toxígenos, así como de sus efectos en el hombre y en algunos animales domésticos.

En este capítulo se presenta una visión global, aunque resumida, de los múltiples usos que han tenido los hongos en el procesamiento de diversos sustratos para la obtención de alimentos, bebidas, condimentos, complementos alimenticios, alcohol industrial, ácidos orgánicos, antibióticos, esteroides, vitaminas, enzimas, alcaloides y pigmentos. Además, se incluyen ejemplos importantes del biodeterioro por hongos en varios productos y materias primas de interés industrial.

Durante milenios, los hongos y otros microorganismos han mejorado y echado a perder los alimentos y las bebidas destinados al consumo humano mucho antes de que fueran reconocidos como formas microscópicas de vida y se descubriera la verdadera naturaleza de la fermentación y otras actividades metabolicas realizadas por estas formas de vida. Aun sin saber lo que sucedía a nivel biológico y bioquímico, el hombre aprendió a fomentar y aprovechar la actividad fermentativa de los microorganismos en la fabricación de diversos alimentos y bebidas.

Entre los primeros alimentos fermentados obtenidos por el hombre, al inicio de la civilización, se encuentran los quesos y productos derivados, el pan, las cervezas y los vinos. Andando el tiempo, se fueron descubriendo nuevas maneras de producir muchos otros alimentos y bebidas, así como diversas sustancias útiles, incluyendo antibióticos, hormonas, vitaminas, alcaloides, drogas anticancerosas y otras, desarrollándose así la micología industrial, importante disciplina que forma parte de la microbiología industrial.

A continuación se da una relación breve de algunos de los usos industriales más importantes de los hongos. En la tabla 10 se incluyen los principales tipos de productos obtenidos mediante la acción de los hongos; las especies que participan en la elaboración de estos productos se enlistan en las tablas 11 y 12, y las que deterioran materias primas y productos industriales, en la tabla 13.

Tabla 10. *Principales productos obtenidos industrialmente con la participación de hongos*

Alimentos y bebidas fermentados	Ácidos orgánicos	Vitaminas
Queso	Cítrico	Riboflavina
Pan	Gálico	Tiamina
Cerveza	Glucónico	Ácido nicotínico
Vino	Oxálico	Biotina
Otros alimentos y bebidas	Láctico	Ácido pantoténico
fermentados (tradicionales de	Fumárico	Ácido paraminobenzoico
México)	Itacónico	Enzimas
Pozol	Kójico	Lactasa
Tesguiño	Giberélico	Invertasa
Pulque	Ustilágico	Poligalacturonasa
Tuba	Grasas	Amilasas
Colonche	Glicerina	Proteasas
Tepache	Proteínas	Pectinasas
Tibicos	Antibióticos	Lipasas
De otras partes del mundo	Penicilina	Celulasas
Salsa de soya (shoyu)	Cefalosporina	Renina
Miso	Griseofulvina	Glucosa-oxidasa
Hamanatto	Esteroides	Alcaloides
Tape ketella	Cortisona	Ergotamina
Ang-kak	Hidrocortisona	Pigmentos
Idli	Prednisona	Astaxantina
Ogi	Testosterona	β-caroteno
Tempeh (tempeh kedelee)	Estradiol	
Sufu	Espironolactona	
Ontjom (oncom)		
Lao-Chao (tape ketan)		
Cerveza de sorgo		
Arroz fermentado		

ALIMENTOS Y BEBIDAS

Quesos. De la gran variedad de quesos, sólo algunos son madurados con hongos, como los quesos azules o verdes originarios de Francia (bleu y roquefort), Italia (gorgonzola), Gran Bretaña (stilton) y Dinamarca (danés azul), y los blandos y blancos (camembert y brie) de Francia. Después del proceso inicial para obtener la cuajada, se favorece el crecimiento en esta de mohos correspondientes a varias cepas de *Penicillium*. *P. camembertii* (figs. 688-689) y *P. candidum* crecen en el brie y en el camembert; *P. roquefortii* (figs. 690-691) o *P. glaucum* en el roquefort, en el bleu, en el gorgonzola, en el stilton y en el danés azul. El crecimiento de los mohos en los quesos genera los compuestos de aroma y sabor que distinguen a cada tipo, principalmente ácidos grasos y metilcetonas, que derivan de la acción enzimática sobre las grasas de la leche cuajada. Anteriormente estos quesos se hacían con métodos completamente empíricos, contando con la contaminación microbiana natural; el éxito dependía del hecho de que pocos mohos, además de las especies mencionadas de *Penicillium*, podían crecer con la escasa cantidad de oxígeno contenida en los pequeños espacios libres del requesón. En la actualidad el arte de la fabricación de estos quesos ha pasado a ser un proceso científicamente conocido y controlado.

Pan. El descubrimiento de la harina y, por ende, de la fabricación del pan, parece datar de las primeras etapas de la civilización humana, posiblemente en Egipto. Los primeros panes no se fermentaban (ázimos); se obtenían horneando la masa de harina y agua. No se sabe cuándo se fermentó la masa por primera vez, y es probable que esto haya sido incidental. El principal efecto de la fermentación de la masa, realizada por la levadura *Saccharomyces cerevisiae* (figs. 264, 269, 677, 683), es el aumento de volumen de aquella como resultado de la transformación de azúcares y de la formación de burbujas de dióxido de car-

bono. Las burbujas quedan atrapadas en la masa y, cuando esta se cuece en el horno, dan al pan fermentado su característica textura. Durante el horneado se elimina el alcohol, que también se genera durante la fermentación de la masa. Además de la dilatación de la masa, las levaduras modifican la estructura del gluten, la proteína principal del trigo, al romper enlaces disulfuro intramoleculares. Los productos de la fermentación originados por las levaduras también modifican el sabor de la masa cocida y aumentan, hasta cierto punto, su valor nutritivo.

Hasta mediados del siglo XIX, las levaduras utilizadas en la panificación eran levaduras residuales de la fermentación de la cerveza. Actualmente, debido a la creciente demanda, existen fábricas de levaduras para panadería, en las que se cultivan cepas seleccionadas de *S. cerevisiae* en condiciones de elevada aireación en un medio de cultivo preparado con melazas.

Cerveza y vino. En la fabricación de estas bebídas alcohólicas también interviene *S. cerevisiae* como fermentador de azúcares, aunque el requisito esencial en estos casos es el alcohol, no el dióxido de carbono. Hay tres categorías de estas bebidas alcohólicas: las cervezas y los vinos, que se elaboran por fermentación del extracto azucarado de un grano o de un zumo de fruta; los vinos encabezados o fortificados, en los que se añade brandy al vino, y los destilados, que se obtienen por destilación de vinos o cervezas.

En la fabricación de la cerveza se maltean los granos de cebada a fin de que germinen brevemente y produzcan las enzimas que catalizan la degradación del almidón. La malta es triturada y mezclada con agua caliente (a menudo también con otros cereales, como el maíz, por ejemplo); antes de depositarla en los estanques de fermentación, la mezcla se macera durante unas horas para que las enzimas rompan las largas cadenas de almidón en hidratos de carbono de moléculas más pequeñas. El extracto acuoso, llamado mosto, se separa de la mezcla y se cuece con lúpulo (*Humulus lupulus*) en una caldera para conferirle a la cerveza su sabor amargo típico. Posteriormente se elimina el lúpulo y el mosto es inoculado con *S. cerevisiae* para que fermente en grandes recipientes. Después de la fermentación, la cerveza puede permanecer un tiempo en tanques de maduración y, finalmente, es filtrada, pasteurizada y embotellada.

La fabricación del vino es un proceso generalizado que apenas difiere de la práctica habitual de hace 5 000 años. La uva blanca u oscura, de variedades seleccionadas para vino, es prensada para obtener el zumo o mosto. Hasta hace poco se dejaba que los microorganismos presentes en la superficie de las uvas frescas fermentaran el zumo. Las levaduras que componen la flora normal de la epidermis de las uvas corresponden a varios géneros distintos de *Saccharomyces* y varias especies de este género, y son responsables de la primera parte de la fermentación; sin embargo, el alcohol producido por *S. cerevisiae* las elimina durante la fase final de la fermentación del zumo. Terminada la fermentación, el vino es filtrado y embotellado.

En la actualidad, muchos industriales ya no dejan la fermentación a la acción espontánea de las levaduras de la uva, sino que añaden al zumo cultivos especiales, seleccionados, de *S. cerevisiae*, además de regular la temperatura para mantener la óptima de 7-14 °C. En los procesos modernos el zumo es incorporado continuamente a las cubas sin que cese la fermentación, y el vino va siendo extraído sin parar.

La industria emplea métodos similares para elaborar vinos con los zumos de otras frutas. La fabricación del sake japonés, o "vino" de arroz, se asemeja más a la fabricación de la cerveza, debido a que el arroz contiene más almidón que azúcares. Para que el almidón pueda ser fermentado tiene que ser convertido en azúcares fermentables por el moho *Aspergillus oryzae* (fig. 694). Las esporas del moho se combinan con arroz cocido a vapor y la mezcla se incuba de cinco a seis días a 35 °C para producir el koji. Porciones de koji vuelven a combinarse con más arroz cocido y la levadura *S. cerevisiae*. Este cultivo inicial sirve para fermentar el arroz cocido durante unas tres semanas hasta obtener el sake, el cual contiene hasta 20% de alcohol.

Los vinos encabezados o fortificados se preparan con la adición de brandy para alcanzar 15 o 20% de alcohol por volumen y así evitar la contaminación microbiana. Un ejemplo de este tipo de vinos es el jerez español, el cual además adquiere un aroma característico por el desarrollo de una flora superficial de levaduras (*Pichia*) durante un tiempo de maduración en que el vino se expone al aire.

La fabricación de destilados, como los whiskys, elaborados con cereales como materia prima, difiere de la producción cervecera, además del proceso de destilación, porque los granos no son cocidos. De esta manera, las enzimas activas en el mosto continúan operando a lo largo de la fermentación, degradando más azúcar y produciendo más alcohol. Los destilados difieren entre sí según el proceso de destilación y la posterior maduración o añejamiento en barriles de madera, que generalmente son de encino.

Otros alimentos fermentados. Dentro de este grupo están los alimentos y bebidas fermentados tradicionales elaborados y consumidos por diversos grupos étnicos en muchas partes del mundo. En la tabla 11 se presenta una lista de algunos de estos productos, las materias primas utilizadas como sustratos (básicamente cereales y leguminosas) y los hongos involucrados en su elaboración, a veces asociados con bacterias. Muchos de estos productos han sido elaborados desde hace siglos o milenios, mucho antes de que fuera reconocida la existencia de los microorganismos. Aun así, desde tiempos ancestrales el hombre no sólo pudo desarrollar los procesos de fermentación sino también mantener los cultivos iniciales de la

Tabla 11. *Algunos alimentos fermentados tradicionales de México y de otras partes del mundo*

Producto	*Región o país*	*Organismos involucrados en la fermentación*	*Sustrato*	*Naturaleza*
Pozol	Sureste de México	Complejo de mohos, levaduras y bacterias	Masa de maíz nixtamalizado	Bebida no alcohólica; nutritiva y ceremonial
Tesgüino	Norte y noroeste de México	*Saccharomyces cerevisiae*, *Pichia membranaefaciens*, *Hansenula anomala*, bacterias lácticas	Granos de maíz germinados, molidos y cocidos	Bebida alcohólica, ácida; nutritiva, estimulante y ceremonial
Pulque	Principalmente centro de México	*S. cerevisiae*, *Kloeckera apiculata*, *Pichia* spp., *Candida* spp., *Lactobacillus buchneri*, *Leuconostoc mesenteroides* y otras bacterias lácticas	Savia de maguey	Bebida alcohólica, ácida; nutritiva y estimulante
Tuba	Costas occidentales de México	*S. cerevisiae*, *K. apiculata* y bacterias lácticas	Savia de cocotero	Similar al pulque
Colonche	Meseta central de México	*S. cerevisiae*, *Candida colliculosa* y bacterias lácticas	Pulpa y jugo de tunas	Bebida alcohólica
Tepache	Todo México	*S. cerevisiae*, *P. membranaefaciens*, *Candida boidinii*	Pulpa y jugo de piña y otras frutas (manzana, guayaba) con azúcar morena	Bebida refrescante, con poco alcohol
Salsa de soya (shoyu)	Oriente	*Aspergillus oryzae*, *Pediococcus halophillus*, *Lactobacillus delbrueckii*	Soya, trigo	Líquido saborizante
Miso	Oriente	*A. oryzae*, *S. rouxii*, *Torulopsis etchellsii*, *P. halophilus*	Soya, arroz o cebada	Pasta saborizante
Hamanatto	Oriente	*Aspergillus* sp., *Streptococcus* sp., *Pediococcus* sp.	Soya, harina de trigo	Pasta saborizante
Tempeh (tempeh kedelee)	Indonesia y regiones vecinas	*Rhizopus oligosporus*	Soya	Pasta, sustituto de carne
Sufu	China	*Actinomucor elegans*	Soya	Pasta semejante a queso; condimento
Ontjom (oncom)	Indonesia	*Neurospora intermedia*	Cacahuates o soya	Similar al tempeh
Lao-chao (tape ketan)	China, Indonesia	*Amylomyces* (= *Mucor*) *rouxii*, *Rhizopus chinensis*, *Saccharomycopsis fibuligera*, *Saccharomycopsis malanga*	Arroz	Mezcla suave, jugosa, dulce y ligeramente alcohólica
Tape ketella	Indonesia	*A. rouxii*, *Endomycopsis burtonii*	Casabe o mandioca	Pasta agridulce
Ang-kak	China, Filipinas	*Monascus purpureus*	Arroz	Arroz rojo, colorante
Idli	India	Levaduras, *Leuconostoc mesenteroides*	Arroz y frijol	Especie de tortilla
Ogi	Nigeria	Mohos y bacterias	Masa de maíz	Atole
Cerveza ácida de sorgo	Sudáfrica	Bacterias lácticas y levaduras	Sorgo, maíz	Bebida espesa y ácida
Arroz fermentado	África	*Aspergillus flavus*, *A. candidus*, *Bacillus subtilis*	Arroz con cascarilla	Arroz oscurecido

misma a través de los siglos. Estos populares alimentos fermentados han sido apreciados por su sabor y propiedades nutritivas y saludables, y son componentes importantes de la dieta de millones de personas en muchas partes del mundo, particularmente del sudeste de Asia, del Lejano y Medio Oriente y de algunas partes de África y América.

Los alimentos fermentados tradicionales se elaboran a partir de diversos productos vegetales, como cereales, leguminosas, casabe, frutas y residuos agrícolas, o de productos animales como leche, carne y pescado. Por lo general tienen un mayor valor nutritivo debido al aumento en el contenido de aminoácidos esenciales y vitaminas, originado por los cambios bioquímicos que se suceden durante la fermentación; son de mejor digestibilidad, apariencia, durabilidad y gusto que las materias primas utilizadas como sustratos para el desarrollo de los microorganismos responsables de la fermentación. Algunos de estos alimentos fermentados se utilizan solamente como condimentos o aditivos, pero muchos son elementos básicos importantes en la dieta de grandes núcleos de población, como fuente de proteínas, calorías y algunas vitaminas, especialmente en los países en desarrollo donde estos tipos de alimentos son fabricados a niveles doméstico y rural; no obstante, es factible que en el futuro los alimentos fermentados sean aún más importantes para la alimentación de la creciente población humana en todo el mundo. Algunas industrias, como la de la salsa de soya, por ejemplo, se han vuelto internacionales, alcanzando el carácter de multimillonarias, de una magnitud similar a otras industrias relacionadas con la fabricación de alimentos o de otro tipo de productos importantes para el bienestar humano.

Muchos grupos étnicos de México utilizan diversas bebidas fermentadas con fines de alimentación, ceremoniales, estimulantes y medicinales. Entre las bebidas fermentadas indígenas que han sido estudiadas en algunos aspectos están las siguientes:

1] El pozol, masa de maíz fermentada que desleída en agua es consumida en el sureste del país por diversos grupos indígenas, como los lacandones, y por mestizos; no es una bebida alcohólica sino ácida y con mejores cualidades nutritivas que la masa de maíz sin fermentar. 2] El tesgüino, una cerveza de maíz, elaborada por los tarahumaras y otros grupos étnicos del norte y noroeste de México; constituye una bebida importante, de usos ceremonial y estimulante entre esas comunidades. 3] El pulque, que es un vino obtenido por fermentación alcohólica de la savia azucarada extraída del maguey; es consumido por indígenas y mestizos, como bebida estimulante y complementaria de la dieta, en las regiones del país donde prosperan los magueyes pulqueros. 4] La tuba, una bebida alcohólica muy similar al pulque que se prepara con la savia azucarada extraída de la palma de coco, es consumida principalmente en las zonas costeras del occidente de México. 5] El colonche, un vino elaborado con diversas clases de tunas, es consumido por indígenas y mestizos de las zonas semiáridas donde crecen los nopales productores de estas tunas. 6] El tepache, una bebida refrescante, de bajo contenido alcohólico, consumida en todo el país; se prepara por fermentación de la pulpa y del jugo de la piña y otras frutas. Los llamados tibicos, colonias gelatinosas, macroscópicas, formadas por levaduras y bacterias, son a veces utilizados como inóculo para inducir la fermentación del colonche y del tepache y para producir vinagre a partir de este o de otros líquidos azucarados.

Las figs. 674-687 muestran algunas de las especies de levaduras que han sido aisladas de varias de las bebidas fermentadas indígenas de México que se han mencionado. Es interesante comentar que, aunque incompletamente estudiadas, en estas bebidas parecen predominar ciertas especies de levaduras. *Saccharomyces cerevisiae* ha sido aislada del pozol, tesgüino, pulque, tuba, colonche, tepache y tibicos; *Candida parapsilosis* ha sido encontrada en el pozol y el pulque, y *Pichia membranaefaciens* ha sido aislada del tesgüino, pulque, tepache y tibicos.

En la tabla 11 se incluyen los productos fermentados autóctonos de México mencionados arriba, así como algunos más que son tradicionales en otras partes del mundo, indicando los sustratos utilizados y los microorganismos involucrados en la fermentación.

En el Oriente, donde los alimentos fermentados han tenido una larga tradición, se utilizan principalmente frijoles de soya y hongos filamentosos, pero la fermentación puede tener un sustrato constituido tanto de frijoles de soya como de cereales y un inóculo compuesto de bacterias, levaduras y mohos. Entre dichos alimentos están la salsa de soya (shoyu), el miso, el tempeh y el ontjom. Los alimentos fermentados del Medio Oriente y de algunas partes de África son productos ácidos preparados con bacterias y levaduras a partir de cereales que se cultivan tradicionalmente en el área, tales como maíz, sorgo, mijo y trigo; dos ejemplos son la cerveza ácida (de sorgo) y el ogi (de maíz). Típicamente, los microorganismos utilizados son aquellos que están presentes en alguno de los ingredientes, y estos microorganismos se seleccionan ajustando las condiciones de fermentación.

Algunos de los alimentos fermentados que se mencionan, tales como el pan, el queso, el vino y la salsa de soya, entre otros, han sido estudiados científicamente durante muchas décadas y el conocimiento de ellos ha ido aumentando en forma paralela al desarrollo de la ciencia. Esto ha resultado en la aplicación de métodos de producción que se basan en la tecnología moderna. Los alimentos fermentados del Japón, incluyendo el shoyu, el miso, el hamanatto y el sake, han seguido la misma tendencia.

En contraste, algunos otros alimentos fermenta-

dos de países asiáticos, africanos y americanos, incluyendo el tempeh, el pozal y el tesgüino, han empezado a ser estudiados por los científicos en las últimas décadas, pero de muchos otros nada o muy poco se sabe, si acaso los nombres de los microorganismos involucrados en la fermentación. Consecuentemente, la mayor parte de estos alimentos aún se elaboran de acuerdo con métodos tradicionales, menos avanzados tecnológicamente, utilizando equipos sencillos, y producidos en una escala semindustrial, rural o solamente en forma doméstica para el consumo familiar.

Generalmente, los métodos tradicionales para fabricar alimentos fermentados no son complicados y no requieren de equipo costoso. Por tanto, la fermentación de alimentos indígenas se considera un medio efectivo y barato para la producción de comida, que puede ser utilizado para aliviar los problemas del hambre en el mundo. No obstante, es necesario considerar que en los alimentos y bebidas fermentados tradicionales también pueden desarrollarse microorganismos indeseables, capaces de alterar los productos o de comportarse como patógenos o toxígenos. Por ejemplo, se pueden alterar las características de olor, sabor y aspecto del alimento fermentado, o provocar efectos dañinos en los consumidores habituales y esporádicos debido a la capacidad patógena o toxígena de ciertas especies de bacterias, levaduras y mohos que estén presentes en dichos alimentos y bebidas. Así, en el pozol y en el pulque se han encontrado bacterias coliformes y en el primero además levaduras y mohos patógenos o potencialmente patógenos (*Candida krusei*, *C. parapsilosis*, *C. tropicalis*, *Trichosporon cutaneum*, *Geotrichum candidum*, *Aspergillus flavus* y otras especies, cuyas potencialidades patógenas se indican en los capítulos 14 y 15 de este libro).

ÁCIDOS ORGÁNICOS

Cítrico. Existe en forma natural en cítricos, piña, pera, higo y otras frutas, pero en la actualidad se produce industrialmente por fermentación de soluciones de sacarosa que contienen carbonato de calcio, utilizando principalmente el moho *Aspergillus niger* (figs. 577, 702). Aunque existen varias especies de mohos capaces de producir ácido cítrico, tales como *A. clavatus* (figs. 188-190), *Penicillium luteum*, *P. citrinum* y *Mucor piriformis*, sólo las cepas seleccionadas de *A. niger* son de importancia industrial. En general, los mayores rendimientos se obtienen fermentando la sacarosa, o melazas de caña o de remolacha, en cultivo superficial a 26-28 °C durante siete u ocho días; también se realiza el cultivo sumergido en medios con glucosa, jugos, jarabes o azúcar no refinada, complementando dichos medios con fuentes de nitrógeno, y potasio, fósforo, azufre y magnesio. El pH ácido favorece la producción de ácido cítrico, suprime la del oxálico, reduce al mínimo el riesgo de contaminaciones y facilita la esterilización.

Este compuesto se utiliza en cantidades de varios miles de toneladas por año. La mayor parte (65%) se emplea en drogas y medicinas de varias clases; algo más de 10% en alimentos, refrescos envasados y dulces, y el resto en el plateado, grabado, y teñido y estampado de telas y plásticos.

Gálico. Este ácido se encuentra normalmente en las agallas del roble, del nogal, del arbusto del té y de otras plantas. Químicamente se obtiene por hidrólisis de los taninos, pero también se puede obtener por medio de la fermentación de extractos tánicos (clarificados y esterilizados) con *A. niger*; la conversión del tanino en ácido gálico la realiza la enzima del moho, denominada tanasa.

El ácido gálico se utiliza para la fabricación de colorantes, como la galocianina y el pardo de alizarina, y de tintas.

Glucónico. Es producido por oxidación del grupo aldehído de la glucosa, como un subproducto de la fermentación de mostos que contienen sacarosa, para la obtención de ácidos cítrico y oxálico, utilizando también *A. niger*; en presencia de carbonato de calcio, el moho puede producir ácido glucónico casi exclusivamente. *Penicillium purpurogenum* var. *rubri-sclerotium* y *P. chrysogenum* también se utilizan para producir este ácido, que es empleado en las industrias farmacéutica, alimentaria, de piensos, textil y otras. El gluconato de calcio es una fuente excelente de calcio para las mujeres gestantes y los niños lactantes. El ácido glucónico no es tóxico y se utiliza en el ablandamiento del agua, como agente capturador de hierro, aluminio y cobre; también se usa en las industrias de lácteos como un limpiador para evitar la formación de sedimentos lácteos en las cámaras de leche, como componente de mezclas limpiadoras de metales, en fotografía, en el tratamiento de cueros y en el estampado de fibras textiles.

Oxálico. Este ácido y sus sales se encuentran en el ruibarbo, la espinaca y otras plantas. En un tiempo se le obtuvo comercialmente a partir del aserrín. Para su producción también se utiliza *A. niger* siguiendo casi los mismos métodos que se aplican para obtener ácido cítrico, aunque la fermentación se lleva a cabo con la influencia de un pH más alto y mayores cantidades de sales.

Se utiliza en el blanqueado y teñido de textiles, para eliminar manchas de óxido férrico y en la limpieza de los radiadores de automóviles.

Tabla 12. Especies de hongos que se utilizan industrialmente para la obtención de diversos productos

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Productos*
Zygomycetes		
Mucorales		
Mucoraceae	*Actinomucor elegans* (fig. 692)	Sufu
	Amylomyces (= *Mucor*) rouxii	Ragi y tape ketan
	Circinella umbellata (fig. 116)	Ácido fumárico
	Mucor dispersus	Sufu
	M. piriformis	Ácido cítrico
	M. racemosus (figs. 123-128)	Amilasas y glicerina
	A. rouxii	Amilasas y etanol
	Mucor spp.	Etanol y gliceraldehído; ácidos láctico, fumárico, succínico y oxálico.
	Rhizopus arrhizus (figs. 17, 144, 148, 696)	Ácido láctico, cortisona e hidroxiprogesterona
	Rh. chinensis	Ácido láctico y tape ketan
	Rh. nigricans (figs. 7, 142-143)	Ácidos fumárico y láctico, hidroxiprogesterona y cortisona
	Rh. oligosporus	Tempeh
	Rh. oryzae	Ácidos láctico y fumárico, y amilasas
Choanephoracae	*Blakeslea trispora*	β-caroteno
Thamnidiaceae	*Helicostylum piriforme* (figs. 155-156)	Cortisona
	Thamnidium elegans (fig. 150)	Proteasas
Mortierellaceae	*Mortierella renispora*	Proteasas
Blastomycetes		
Cryptococcales		
Cryptococcaceae	*Candida* (= *Torulopsis*) *utilis*	Proteína unicelular y vitaminas del complejo B
	Phaffia rhodozyma	Astaxantina
	Rhodotorula glutinis	Grasas
Hyphomycetes		
Moniliales		
Moniliaceae	*Aspergillus candidus*	Pectinasas
	A. fischeri	Arroz fermentado
	A. flavus (figs. 186, 577-579)	Amilasas y proteasas; ácido kójico, androstenediona y arroz fermentado
	A. fumigatus	Fumagilina
	A. itaconicus	Ácido itacónico
	A. niger (figs. 577-702)	Ácidos cítrico, gálico, glucónico y oxálico; amilasas, invertasa, lipasas y renina
	A. oryzae (fig. 694)	Salsa de soya, miso y sake; amilasas, catalasa, renina y dextrinasa; ácido kójico
	A. parasiticus	Ácido kójico

Clase *Subclase* *Orden* *Familia*	*Especie*	*Productos*
	A. tamarii (fig. 695)	Salsa tamari y ácido kójico
	A. terreus	Ácido itacónico
	Cephalosporium acremonium	Cefalosporina
	C. salmosynnematum	
	Geotrichum candidum (fig. 193)	Grasas
	Gliocladium catenulatum	Androstenediona
	Penicillium cammembertii (figs. 688-689)	Queso camembert
	P. chrysogenum (figs. 699-701)	Penicilina y glucosa-oxidasa
	P. griseofulvum	Griseofulvina
	P. javanicum	Grasas
	P. lilacinum	Androstenediona
	P. notatum (figs. 697-698)	Penicilina
	P. purpurogenum (fig. 590)	Ácido glucónico
	P. reticulosum	Glucosa- oxidasa
	P. roquefortii (figs. 690-691)	Queso roquefort
	Trichoderma reessii	Celulasa
	T. viride (fig. 204)	
Dematiaceae	*Curvularia lunata*	Hidroxiprogesterona y cortisol
Tuberculariaceae	*Fusarium moniliforme* (fig. 591)	Ácido giberélico
	F. solani (fig. 243)	Prednisona
	Fusarium spp.	Grasas
Hemiascomycetes		
Endomycetales		
Endomycetaceae	*Endomycopsis vernalis*	Grasas
Saccharomycetaceae	*Hansenula anomala*	Vitaminas del complejo B
	Kluyveromyces fragilis	Etanol
	K. lactis	Lactasa e invertasa
	Saccharomyces cerevisiae (figs. 264, 269, 677, 683)	Cervezas, vinos y otras bebidas alcohólicas; etanol; pan, proteína microbiana (unicelular), vitaminas del complejo B, glicerina e invertasa
	S. rouxii	Salsa de soya y miso
	Saccharomycopsis fibuligera	Tape ketan
	S. lipolytica	Proteína unicelular, lipasa y ácido cítrico
	S. malanga	Tape ketan
Spermophthoraceae	*Ashbya gossypii*	Riboflavina
	Eremothecium ashbyii	
Euascomycetes		
Plectomycetidae		
Eurotiales		
Monascaceae	*Monascus purpureus*	Ang-kak

Clase / *Subclase* / *Orden* / *Familia*	*Especie*	*Productos*
	(fig. 693)	
Pyrenomycetidae		
Xylariales (= Sphaeriales)		
Sordariaceae	*Neurospora intermedia*	Ontjom
Clavicipitales		
Clavicipitaceae	*Claviceps purpurea* (figs. 12-15, 311, 314-320)	Ergotamina
Heterobasidiomycetes		
Ustilaginales		
Ustilaginaceae	*Ustilago maydis* (figs. 378, 380-381)	Cuitlacoche y ácido ustilágico
Actinomycetes*		
Actinomycetales		
Streptomycetaceae	*Streptomyces aureofaciens*	Clorotetraciclina (= aureomicina)
	S. clavaligerus	Cefalosporina
	S. griseus	Estreptomicina
	S. lanatus	Actinomicina
	S. noursei	Nistatina (= micostatina; fungicidina)
	S. rimosus	Oxitetraciclina (= terramicina)
	S. venezuelae	Cloranfenicol
	S. verticillus	Bleomicina
	Streptomyces nodosus	Anfotericina B (= fungizona)

* No son hongos, sino bacterias filamentosas, pero se incluyen aquí por su gran importancia como productoras de antibióticos antibacterianos (aureomicina, estreptomicina, actinomicina y cloranfenicol, entre muchos otros), antifúngicos (nistatina y anfotericina B) y antitumorales (bleomicina), y porque también forman parte de la micología o microbiología industrial.

Láctico. Puede ser producido por *Mucor rouxii* y otras especies de *Mucor*, *Rhizopus arrhizus* (figs. 17, 144-148, 696), *Rh. chinensis*, *Rh. elegans*, *Rh. nigricans* (figs. 7, 142-143), *Rh. oryzae* y *Rh. tritici*, aunque a nivel industrial sobresale *Rh. oryzae*. En general, se utilizan cultivos superficiales o sumergidos de estos mohos en medios con glucosa, a partir de los cuales también se obtienen otros ácidos (málico, succínico y fumárico).

El ácido láctico se utiliza para acidular jamones y dulces, para curtido de pieles, en la industria textil y para bajar el pH en medios de cultivo para microorganismos.

Fumárico. En la producción de este ácido se utilizan las mismas especies de mohos que para el láctico, además de *Circinella umbellata* (fig. 116) y *Cunninghamella blakesleeana*, que se cultivan en forma superficial o sumergida en medios con monosacáridos, melazas o almidón.

El ácido fumárico se utiliza como precursor para la producción de otros ácidos orgánicos, como el succínico, o de algunos fármacos.

Itacónico. Este ácido y el manitol son los principales productos de la fermentación de la sacarosa por medio de *Aspergillus itaconicus* (del grupo de *A. glaucus*), aunque el rendimiento no es suficiente para una escala industrial. En la actualidad se utilizan cepas seleccionadas de *A. terreus*, cultivadas superficialmente o sumergidas en medios con glucosa, sacarosa, maltosa, melazas o almidones; estas cepas dan rendimientos de 45 a 54% de ácido itacónico respecto al azúcar consumida.

El ácido itacónico y sus ésteres se utilizan en las industrias de plásticos y de fibras sintéticas, en la preparación de plastificantes y de resinas (de laminación, alquílicas, dentales y de cambio iónico), y como aditivos para aceites lubricantes.

Kójico. Actualmente se obtiene por fermentación fúngica de la sacarosa, utilizando principalmente *A. oryzae* (fig. 694), *A. tamarii* (fig. 695) y *A. flavus* (figs. 186, 577-579). Estos mohos también pueden utilizar otras fuentes de carbono, tales como almidones, dextrinas, disacáridos, hexosas y pentosas. La fermentación del sustrato se realiza en cultivo superficial a 29-35 °C durante 9-20 días.

El ácido kójico tiene un gran número de usos potenciales. Se puede emplear como reactivo analítico, particularmente para el hierro; como insecticida, anti-

biótico e intermediario para la obtención de quelatos metálicos.

Giberélico. Este compuesto es producido por *Gibberella fujikuroi*, cuyo estado conidial corresponde a *Fusarium moniliforme* (fig. 591), que causa una enfermedad en el maíz y el arroz (ver capítulo 12). La producción de este ácido se puede lograr en cultivo superficial o sumergido, fermentando un medio con sacarosa durante 65 horas.

El ácido giberélico tiene un costo elevado, por lo que su utilización es restringida. Acelera la maduración de frutos y semillas, estimula el crecimiento rápido de ciertas plantas en las fases en que estas presentan una susceptibilidad mayor a enfermedades, incrementa el peso seco en el momento de la cosecha y estimula la producción de semillas en plantas de ciclo bianual como remolachas y coles.

Ustilágico. Se obtiene por fermentación de glucosa con cultivos sumergidos de *Ustilago maydis* (figs. 378, 380-381) a 30 °C. Tiene cierta importancia como componente de algunos perfumes raros y costosos; se utiliza en la fabricación de almizcles macrocíclicos, de gran valor en la industria de perfumería.

GRASAS

Las grasas son sintetizadas por muchos hongos a partir de carbohidratos, particularmente cuando los cultivos se mantienen en medios ricos en azúcares, con bajo contenido en nitrógeno, y bien aireados. El primer hongo que tuvo un interés más que teórico en este aspecto fue *Endomyces vernalis* (estado sexual de *Trichosporon pullulans*), que fue utilizado en Alemania al final de la Primera Guerra Mundial para la producción industrial de grasas.

Entre los hongos que contienen mayores cantidades de grasa se encuentran *Penicillium javanicum*, con rendimientos de grasa hasta más de 40% del peso del micelio, obteniéndose los mejores resultados en un medio que contenga 40% de glucosa; y *Rhodotorula glutinis*, *Aspergillus fischeri*, *Geotrichum candidum* (fig. 193) y algunas especies de *Fusarium*, con los que se obtienen ácidos grasos de importancia industrial, tales como oleico, linoleico, palmítico, esteárico, tetracosánico y mirístico.

Otro compuesto relacionado con las grasas, la glicerina, también se ha obtenido durante el proceso de fermentación alcohólica del azúcar, realizado por levaduras (*Saccharomyces cerevisiae*, figs. 264, 269, 677, 683), con un rendimiento de 3% respecto al azúcar consumido. La gran escasez de grasas en Alemania durante la Primera Guerra Mundial dio lugar a investigaciones con vistas a incrementar la producción de glicerina, la cual fue mejorada en medios alcalinos, y aún más si se les adicionaba sulfito sódico con objeto de inhibir el desarrollo de bacterias, sin afectar la actividad de las levaduras. El rendimiento fue incrementado en 25% sobre el azúcar consumido, y de hecho fueron producidas así más de 1 000 toneladas mensuales, que se utilizaron para la fabricación de nitroglicerina.

PROTEÍNAS

También en Alemania, durante la guerra mencionada, y debido a la escasez de víveres, se desarrollaron procesos para obtener levadura de cerveza (*S. cerevisiae*) en gran escala. Tal producción logró reemplazar un 60% de los alimentos que Alemania importaba antes del conflicto bélico. La levadura se añadía principalmente a sopas y embutidos.

A lo largo de la Segunda Guerra Mundial las levaduras volvieron a desempeñar un papel importante en la dieta de los alemanes. En varias fábricas se cultivaron cepas especiales de *Candida utilis* y *C. arborea* para cubrir necesidades alimentarias. A partir de los años sesentas, la producción de proteína unicelular mediante levaduras es una estrategia que ocupa un primer plano en muchos países, particularmente en los subdesarrollados, donde existen deficiencias alimentarias. Incluso se ha llegado a producir levadura alimenticia con cepas de *Candida lipolytica* (fase asexual de *Saccharomycopsis lipolytica*), que pueden crecer en los alcanos del petróleo; esta última especie se asemeja a la levadura alimenticia *C. utilis*, pero además presenta la ventaja de poder asimilar los hidrocarburos del petróleo. En esa época se acuñó el término proteínas microbianas o unicelulares para describir este nuevo campo de alimentos y piensos microbianos. *C. utilis* también puede cultivarse en el agua de desecho de las papeleras con un doble objetivo: producir proteína microbiana y aprovechar un sustrato de desperdicio que, además, contamina el ambiente si no es tratado adecuadamente antes de ser desechado.

El producto manufacturado, la levadura alimenticia, es un polvo de color amarillo que contiene alrededor de 45 % de proteínas, así como cantidades con-

Figuras 674-687. Hongos de alimentos fermentados indígenas de México. Algunas de las principales especies de levaduras aisladas.

674. Bola de pozol enmohecido, de ocho días de fermentación, × 0.5. **675.** Colonia de *Trichosporon cutaneum* aislada del pozol, × 1. **676.** Colonia de *Candida krusei* aislada de pozol, × 40. **677.** Colonia de *Saccharomyces cerevisiae* aislada del tesgüino, × 1. **678.** Colonia de *Pichia carsonii*, aislada del pulque, × 1. **679.** Colonia de *Pichia membranaefaciens* aislada del tesgüino, × 1. **680.** Células vegetativas y ascas de *P. membranaefaciens*, × 1300. **681.** Colonia de *S. uvarum* aislada del tesgüino, × 1. **682.** Tibicos, masas gelatinosas constituidas por levaduras y bacterias, × 2. **683.** Colonia de *S. cerevisiae* aislada de los tibicos, × 1. **684.** Colonia de *C. boidinii* aislada del tepache, × 1. **685.** Células vegetativas de *C. boidinii*, × 1 300. **686.** Colonia de *C. valida* aislada del pulque, × 1. **687.** Colonia de *Kloeckera apiculata* aislada del pulque, × 1.

Con excepción de *Saccharomyces* y *Pichia*, que son Hemiascomycetes, el resto de las especies de levaduras mencionadas son Blastomycetes.

Figuras 688-695. Hongos utilizados en la industria.

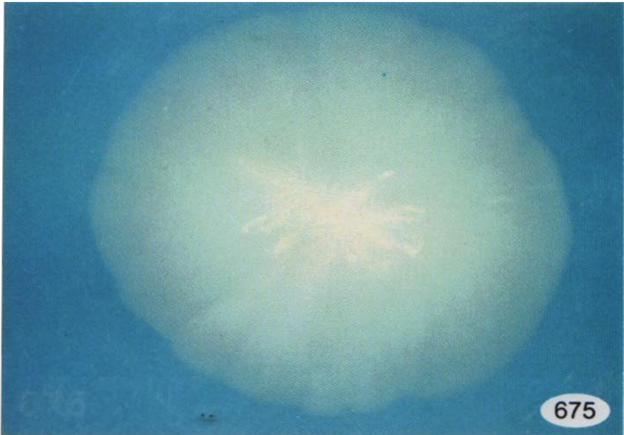
688. Queso camembert, elaborado con la intervención de *Penicillium camembertii* (Hyphomycetes), × 0.5. **689.** Colonias de *P. camembertii* en agar, × 1. **690.** Colonia de *P. roquefortii* en agar, × 0.8. **691.** Queso roquefort, elaborado con la intervención de *P. roquefortii*, × 1. **692.** Colonia de *Actinomucor elegans* (Zygomycetes) en agar, × 0.5; este moho es utilizado en la elaboración del sufu o queso chino. **693.** Colonia de *Monascus purpureus* (Euascomycetes) en agar, × 0.8; este moho es empleado en la elaboración del arroz rojo chino. **694.** Colonias de *Aspergillus oryzae* (Hyphomycetes) en agar, × 0.8; este moho es utilizado en la elaboración de la salsa de soya, del miso y del sake japoneses. **695.** Colonia de *A. tamarii* en agar, × 0.8; este moho es empleado para preparar la salsa tamari japonesa.

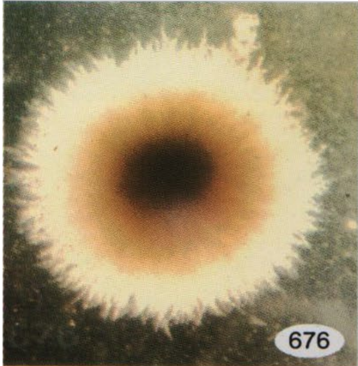
Figuras 696-702. Hongos utilizados en la industria.

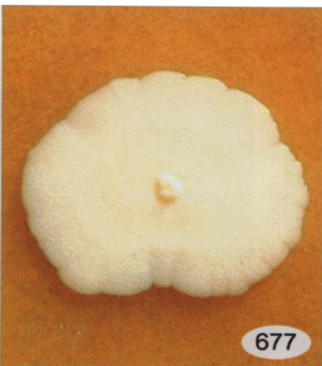
696. Colonia de *Rhizopus arrhizus* (Zygomycetes) en agar, × 0.5; este moho es utilizado para transformar esteroides en la síntesis de hormonas. **697.** Colonia de *Penicillium notatum* (Hyphomycetes) en agar, × 1; en esta especie se registró por primera vez la producción de penicilina. **698.** Conidióforo con conidios de *P. notatum*, × 500. **699.** Colonias de *P. chrysogenum* en agar, × 0.8; esta especie también es utilizada para producir penicilina. **700.** Colonia de *P. chrysogenum* en agar, × 1. **701.** Conidióforo con conidios de *P. chrysogenum*, × 500. **702.** Colonia de *Aspergillus niger* (Hyphomycetes) en agar, × 1; esta especie es empleada en la producción del ácido cítrico.

Figura 703. tortilla de maíz enmohecida por diversas especies. Este es un ejemplo del deterioro que causan los hongos en algunos alimentos.

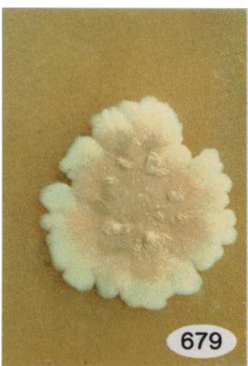

674


675


676


677

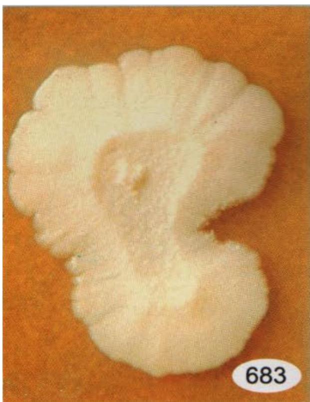

678


679


680


681


682

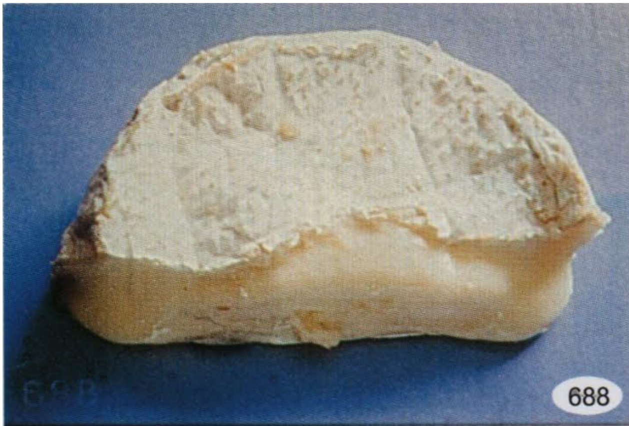

683


684


685


686


687


688

689

690

691

692

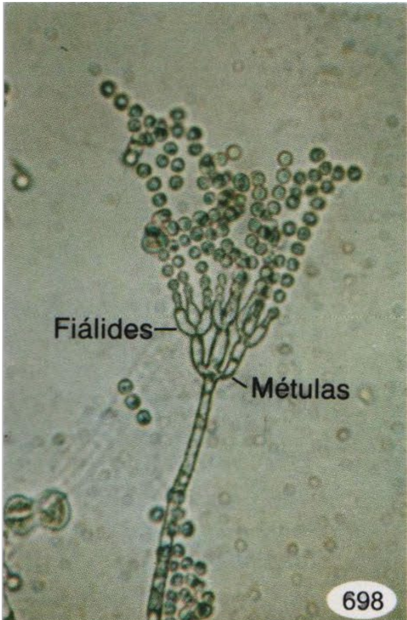
693

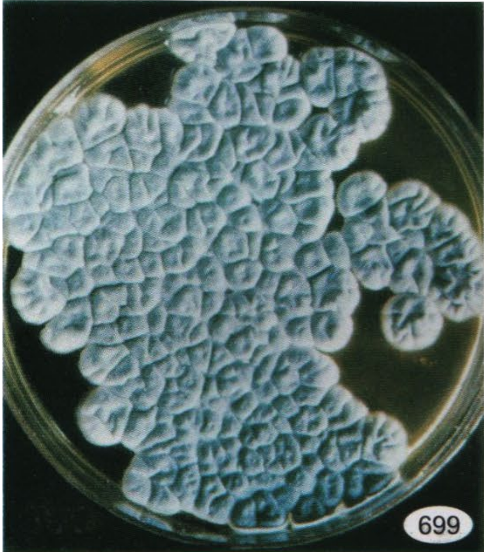
694

695

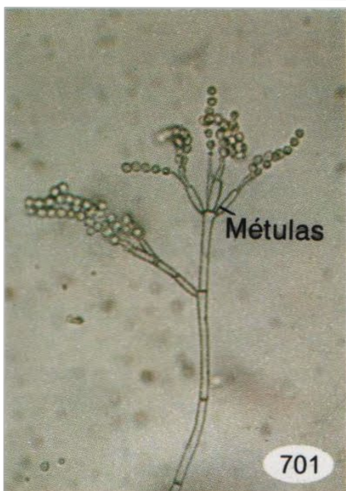

696

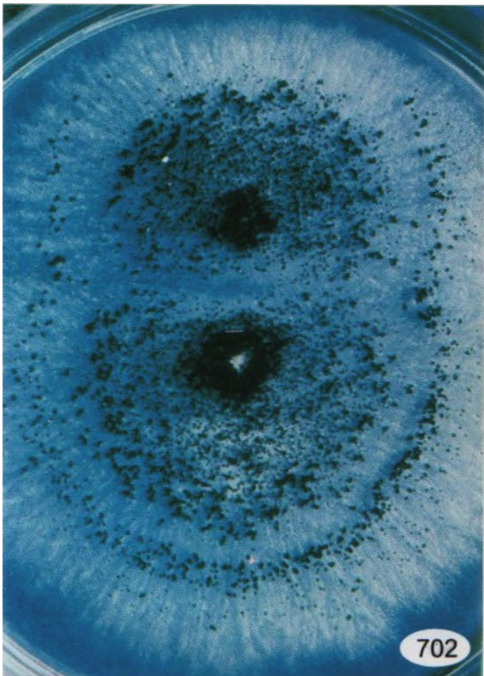

697


Fiálides
Métulas
698


699


700


Métulas
701


702


703

siderables de vitaminas del complejo B; es agradable, con cierto olor a nueces, y da un mejor sabor a otros alimentos como sopas, pasteles, galletas o pan, cuando se añade en pequeñas cantidades. Actualmente se utiliza también como complemento de forrajes para el ganado, en la alimentación de otros animales domésticos y en la producción industrial de etanol.

ANTIBIÓTICOS

Los microorganismos responsables de la fermentación en la industria de los **antibióticos** pertenecen a tres grupos taxonómicos principales: los mohos, las bacterias no filamentosas y los actinomicetes o bacterias filamentosas. Seis géneros de hongos filamentosos producen casi 1 000 antibióticos diferentes. Entre esos hongos se cuentan algunas especies de *Penicillium*, productoras de penicilinas y griseofulvinas, y de *Cephalosporium* (*Emericellopsis*, en su fase sexual), que sintetizan cefalosporinas. Entre las bacterias no filamentosas existen dos géneros (*Bacillus* y *Pseudomonas*) capaces de sintetizar unos 500 antibióticos. Pero, con mucho, el mayor número de sustancias antibióticas tiene su fuente en los actinomicetes; tres géneros (*Streptomyces* es el principal) elaboran hasta 3 000 antibióticos diferentes.

Las penicilinas, producidas industrialmente con cepas seleccionadas de *Penicillium notatum* (figs. 697-698) y *P. chrysogenum* (figs. 699-701), y las cefalosporinas, sintetizadas por cepas especiales de *Cephalosporium acremonium* y *C. salmosynnematum* (estado conidial de *Emericellopsis salmosynnemata*, un plectomicete), inhiben la formación de la pared celular bacteriana. La griseofulvina, producida por *Penicillium griseofulvum*, inhibe el crecimiento de los dermatofitos. La anfotericina B, uno de los macrólidos de polieno, producido por actinomicetes, provoca la disfunción de la membrana fúngica; las antraciclinas interfieren en la duplicación del ADN bacteriano; la eritromicina, las tetraciclinas y la estreptomicina inutilizan el complejo ribosómico (donde se sintetizan las proteínas) de las células bacterianas. Estos últimos tipos de antibióticos también son producidos por diversas especies de actinomicetes (tabla 12).

La fumagilina, un antibiótico producido por *Aspergillus fumigatus* (el principal agente causal de las aspergilosis pulmonares), tiene escasa actividad antibacteriana, antifúngica y antiviral, pero es un potente amebicida, en especial contra *Entamoeba histolytica*. Este es un ejemplo de que un microorganismo dañino puede ser benéfico cuando se estudia con diversos enfoques y se maneja adecuadamente. Casos parecidos son los de *A. flavus*, que puede causar micosis y aflatoxicosis, pero cuando se le cultiva en forma controlada es una fuente industrial de enzimas; *Fusarium moniliforme*, que es fitopatógeno y toxígeno (causa la pudrición roja del maíz y del arroz, y además sintetiza zearalenona, toxina abortiva y estrogénica), por otra parte tiene importancia industrial por ser productor de ácido giberélico, y *Claviceps purpurea*, el agente causal del ergot del centeno y de otras gramíneas, así como del ergotismo en el hombre y algunos animales herbívoros, se utiliza en la producción de ergotamina y otros alcaloides de eficacia comprobada en la terapéutica (ver capítulos 14 y 15). De hecho, esta dualidad de perjuicio o beneficio puede hacerse extensiva a otras muchas especies.

A pesar de que los antibióticos poseen diversas estructuras químicas y muy variados modos de acción, todos los que se utilizan en quimioterapia satisfacen el principio de toxicidad selectiva, que mantiene que un agente quimioterapéutico eficaz no debe afectar las células de los humanos o de los animales domésticos que se pretende curar, y sí ser nocivo para el agente microbiano infectante. La penicilina, por ejemplo, es generalmente inofensiva para el hombre, pues su lugar de acción es la pared celular bacteriana, y esta no tiene ningún equivalente en la célula humana.

A partir del descubrimiento de la penicilina en 1929, y del mejoramiento en los métodos de producción de este antibiótico y sus modalidades, se inició una nueva era caracterizada por el descubrimiento de muchas otras sustancias antimicrobianas que en la actualidad se utilizan para el combate de muy diversas infecciones causadas por bacterias y hongos, y algunas ocasionadas por virus. Con el refinamiento alcanzado por los métodos actuales se pretende modificar la estructura de los antibióticos ya conocidos, con objeto de aumentar su potencia, de protegerlos contra la inactivación bacteriana (por ejemplo de la penicilinasa) y de mejorar sus propiedades farmacológicas.

La búsqueda de agentes antivirales, antifúngicos y antitumorales se encuentra todavía en una fase inicial. El inconveniente de la mayoría de los agentes antifúngicos (nistatina, anfotericina B) y antitumorales (bleomicina) estriba en su poca selectividad, ya que suelen dañar las células de los mamíferos, además de tener ese efecto en los hongos patógenos o en las células cancerosas. La mayor parte de los agentes antifúngicos son tóxicos si se administran internamente, por lo que deben ser utilizados tópicamente sobre la parte afectada, y esto por supuesto no resulta eficiente en los casos de micosis sistémicas. Actualmente existe una campaña de investigación en muchos países cuyo objetivo es identificar nuevos y mejores agentes antimicrobianos y antitumorales que sean selectivamente tóxicos.

Tabla 13. *Algunas de las principales especies de hongos que deterioran diversos productos y materias primas (sustratos) de importancia industrial*

Clase / Subclase / Orden / Familia	*Especie*	*Sustratos deteriorados*
Zygomycetes		
Mucorales		
Mucoraceae	*Mucor mucedo* (fig. 117)	Pan, masa para pan, carne congelada.
	M. racemosus (figs. 123-128)	Jamón, tocino, salchichas.
	Mucor spp. (figs. 118-122, 129-131)	Fibras textiles, pulpa para papel, alimentos amiláceos.
	Rhizopus nigricans (figs. 113, 142-143)	Pan, masa para pan y otros sustratos amiláceos; carne congelada, verduras, frutas.
Thamnidiaceae	*Thamnidium elegans* (fig. 150)	Carne congelada.
Blastomycetes		
Cryptococcales		
Cryptococcaceae	*Candida* spp. *Rhodotorula* spp. *Torulopsis* spp. *Trichosporon* spp. (figs. 181, 183)	Frutas y verduras, frescas y en conserva; crema, queso y otros productos lácteos.
Hyphomycetes		
Moniliales		
Agonomycetaceae	*Papulaspora byssina*	Abono compuesto para cultivo de champiñones.
Moniliaceae	*Acremonium atro-griseum*	Fibras de algodón y otras fibras celulósicas.
	Acremonium spp.	Pulpa para papel y papel.
	Aspergillus clavatus	Carne.
	A. glaucus	Carne, pan.
	A. flavus *A. fumigatus* *A. niger* *A. repens* *A. tamarii*	Pan, masa para pan; leche condensada enlatada, quesos, crema y otros productos lácteos.
	A. oryzae	Manteca de cacao.
	Aspergillus spp. (as anteriores especies de este género y otras más) (figs. 186, 188-190, 274-275, 278, 522, 525-526, 577-582, 702)	Granos y semillas; pulpa para papel y papel; artículos de piel; equipos eléctrico, electrónico y óptico; película fotográfica; fibras textiles; frutas y verduras; madera
	Geotrichum candidum (fig. 193)	Leche, crema, quesos, yogur y otros lácteos; carne; alimentos amiláceos; frutas.
	Gliocladium spp.	Madera aserrada; pulpa para papel.
	Monilia sitophila (figs. 195-196)	Pan, masa para pan y otros sustratos amiláceos; frutas.
	Monilia spp. (fig. 194)	Papel, carne.
	Mycogone perniciosa	Champiñones cultivados.
	Penicillium digitatum *P. italicum* (figs. 199, 506)	Frutas cítricas frescas.
	P. expansum	Manzanas, carne.
	Penicillium spp. (figs. 198, 280-281, 583-586)	Iguales o similares a los deteriorados por *Aspergillus* spp.
	Scopulariosis brevicaulis (fig. 203)	Queso
	Sepedonium spp.	Papel
	Trichoderma spp. (fig. 204)	Papel, pulpa para papel, madera, fibras textiles
	Trichothecium spp.	Papel.

Clase / *Subclase* / *Orden* / *Familia*	*Especie*	*Sustratos deteriorados*
	Verticillium malthousei	Champiñones cultivados.
	Verticillium spp. (fig. 220)	Pulpa para papel y papel.
Dematiaceae	*Alternaria solani*	Mantequilla, jitomates y otros frutos
	Alternaria spp. (fig. 221)	Frutas y verduras; semillas y granos; carne y sus derivados; lana y otras fibras; pulpa para papel y papel.
	Cladosporium butyri *C. herbarum* *C. fulvum*	Mantequilla
	Cladosporium spp. (fig. 223)	Pulpa para papel y papel; granos y semillas
	Humicola alopallonella	Madera aserrada.
	Phialophora lignicola	Madera aserrada, celofán y otros materiales celulósicos.
	Stachybotrys spp. (figs. 592-597)	Fibras de algodón y otros materiales celulósicos.
	Stemphylium spp.	Lana y otras fibras textiles.
	Wardomyces humicola	Fibras de algodón y de yute; celofán y otros materiales celulósicos.
Stilbellaceae	*Graphium* spp. (figs. 236-237)	Madera aserrada.
Tuberculariaceae	*Fusarium* spp. (figs. 244-245)	Productos lácteos; pulpa para papel y papel; carne; textiles; madera; granos y semillas
Hemiascomycetes		
Endomycetales		
Saccharomycetaceae	*Debaryomyces* spp. *Hanssenula* spp. *Pichia* spp. *Saccharomycess* spp. (figs. 267-269)	Frutas y verduras frescas y en salmuera; jugos de frutas y vinos.
Euascomycetes		
Plectomycetidae		
Eurotiales		
Eurotiaceae	*Byssochlamys fulva*	Frutas enlatadas.
Gymnoascaceae	*Eidamella deflexa*	Papel.
Monascaceae	*Xylogone sphaerospora*	Fibras de algodón y de yute; celofán
Microascales		
Ophiostomataceae	*Ceratocystis* spp. (figs. 282-283)	Madera aserrada.
Pyrenomycetidae		
Chaetomiales		
Chaetomiaceae	*Chaetomium globosum* (fig. 291) *Chaetomium* spp. (figs. 289-290)	Pulpa para papel y papel; fibras de algodón y otras fibras textiles; madera y celofán
Holobasidiomycetes		
Hymenomycetidae		
Agaricales		
Paxillaceae	*Paxillus panuoides*	Madera aserrada y muebles; construcciones y otras cosas hechas con madera.
Tricholomataceae	*Lentinus lepideus*	Ídem
Aphyllophorales		
Polyporaceae	*Coniophora cerebella* *Merulius lacrimans* *Poria incrassata* *P. montícola* *Lenzites* spp. (figs. 440- 443, 446)	Ídem

BIOCONVERSIÓN DE ESTEROLES EN ESTEROIDES

Las transformaciones bioquímicas o bioconversiones de esteroles que realizan diversas especies de hongos han resultado ser de extraordinaria importancia práctica para la medicina. Los esteroides son los productos comerciales más importantes que se obtienen por bioconversión. Las condiciones bajo las que los hongos pueden realizar ciertos cambios deseables en la estructura de varias moléculas para la síntesis industrial de hormonas esteroidales son mucho más baratas que las que se requieren en las transformaciones logradas exclusivamente por métodos químicos. Los procesos fermentativos pueden llevarse a cabo a 37 °C, con agua como solvente, a presión atmosférica, y sin la producción de compuestos secundarios indeseables. Con los procedimientos químicos se requieren condiciones extremas de temperatura y presión, disolventes distintos del agua, y se generan biproductos que interfieren en la purificación del compuesto deseado, todo lo cual repercute en el incremento de los costos de producción.

Entre las bioconversiones más importantes realizadas por hongos se encuentra la introducción de un oxígeno en la posición 11 de la estructura de cuatro anillos del esteroide (ciclopentanoperhidrofenantreno), en este caso la progesterona, para la síntesis de la cortisona, que realiza *Rhizopus arrhizus* (figs. 17, 144-148, 696). La progesterona es un intermediario precoz del proceso de síntesis de cortisona, y por medio de la bioconversión hecha por *Rh. arrhizus*, la síntesis de cortisona se redujo de 37 a 11 pasos, abaratándose en consecuencia los costos. La utilización controlada de la cortisona para aliviar el dolor de los pacientes con artritis reumática revela su gran importancia médica.

Otros esteroides de interés comercial con propiedades farmacológicas diferentes son la hidrocortisona, la prednisona, la dexametasona, el andrógeno testosterona, el estrógeno estradiol (los dos últimos utilizados como anovulatorios) y la espironolactona (un diurético). Para la fabricación de todos ellos se parte de esteroles, que son alcoholes complejos. Las fuentes principales de esteroles son los residuos de la producción de aceite de soya, ricos en estigmasterol y sitosterol, y las raíces de la planta de barbasco mexicana (*Dioscorea* spp.), que contiene abundante diosgenina.

En la tabla 12 se mencionan algunos esteroides que se obtienen aprovechando las actividades enzimáticas de diversas especies de hongos, como *Rh. nigricans* (figs. 7, 142-143), *Cunninghamella blakesleeana*, *Aspergillus flavus* (figs. 186, 577-579), *Fusarium solani* (fig. 243), *Gliocladium catenulatum*, *Penicillium lilacinum* y *Curvularia lunata* (= *C. geniculata*). Estos microorganismos pueden efectuar diversas transformaciones en los esteroles, tales como hidroxilación en distintos puntos de la molécula, formación de cetonas, epoxidación, hidrogenación, deshidrogenación, rotura de cadenas laterales y combinaciones de estas reacciones.

La introducción de los procesos microbiológicos en la fabricación de esteroides ha posibilitado su síntesis comercial, y el constante descubrimiento de nuevas aplicaciones de ellos (contracepción, tratamiento de insuficiencias hormonales, de enfermedades de la piel, de inflamaciones y de alergias), unido a una producción más eficiente de los mismos, ha generado una amplia demanda de dichos fármacos.

VITAMINAS

Aunque muchos microorganismos pueden sintetizar vitaminas del complejo B, sólo unos cuantos son utilizados en su producción industrial.

Riboflavina o vitamina B_2. Esta vitamina es producida principalmente por las especies *Ashbya* (= *Spermophthora*) *gossypii* y *Eremothecium ashbyii*, y en menor proporción por *Candida arborea*, *C. guilliermondii*, *C. utilis*, *Hansenula suaveolens*, *Rhodotorula* sp., *Saccharomyces* sp. y *Torulopsis* sp. *A. gossypii* utiliza glucosa comercial como fuente de carbono, y peptona, gelatina animal y líquido de maíz remojado como fuentes de nitrógeno; requiere biotina, tiamina y mesoinositol para su crecimiento. El medio de fermentación se mantiene aireado, incubando a 28-29 °C durante 96-120 horas. El líquido de fermentación producido se evapora hasta obtener un jarabe, que se deseca para lograr un concentrado de riboflavina. Para la producción de esta vitamina utilizando *E. ashbyii* se sigue un método similar al descrito.

La riboflavina es esencial para el crecimiento de humanos y animales; ha alcanzado una importancia considerable como componente de los piensos para animales domésticos.

Otras vitaminas. La cianocobalamina o vitamina B_{12} se produce de manera semejante a la vitamina B_2. Varias especies de levaduras contienen distintas vitaminas en cantidades importantes. *S. cerevisiae*, *C. arborea* y *C. utilis* sintetizan tiamina (vitamina B1), ácido nicotínico, biotina, ácido paraminobenzoico y ácido pantoténico.

La vitamina C (ácido ascórbico) es un producto metabólico de *Aspergillus niger*, y el precursor de la

vitamina D (ergosterol) es sintetizado por algunos mohos (*Aspergillus*, *Penicillium*, *Neurospora*) y levaduras (*Saccharomyces*).

ENZIMAS

De las enzimas producidas por levaduras y mohos, las siguientes son de importancia industrial:

Lactasa. Esta es una enzima que cataliza la conversión de lactosa en galactosa y glucosa. Se obtiene de levaduras capaces de fermentar lactosa, tales como *Kluyveromyces lactis*, *K. fragilis*, *Candida pseudotropicalis*, *C. spherica* y *C. utilis*. Las levaduras se cultivan en suero de leche a 30 °C, con flujo de aire estéril durante 24 horas; el medio es centrifugado y congelado a –30 °C. Esta enzima evita cristalizaciones indeseables de la lactosa en productos lácteos.

Invertasa. Es una endoenzima que se obtiene de *K. fragilis* y *S. cerevisiae*; se utiliza para la transformación de la sacarosa en glucosa y fructosa, en la hidrólisis parcial de jarabes, en las industrias de panificación y pastelería, y en la preparación de dulces y chocolates en los que se desea un centro suave, sin que se cristalice el azúcar.

Poligalacturonasa. Es una enzima extracelular producida por *K. fragilis*; produce ácidos galacturónico, di y trigalacturónico a partir de ácido péptico, por lo que se emplea en la clarificación de jugos de frutas.

Las enzimas producidas por mohos son esenciales en la elaboración de diversos alimentos fermentados, como quesos y salsa de soya; de ácidos orgánicos, como cítrico y glucónico, y de antibióticos, como penicilina y fumagilina. Se utilizan en la degradación de proteínas, carbohidratos y grasas en compuestos más simples. Por ejemplo, se emplean en gran escala en la sacarificación de almidones para la producción de alcohol y de otros compuestos.

Estas enzimas se pueden producir en cultivos sumergidos (similarmente a la producción de antibióticos), en cultivos superficiales sobre capas finas de sustrato en charolas especiales o en tambores rotatorios.

Las enzimas más importantes, en relación con sus aplicaciones industriales, son:

Amilasas. Actúan sobre los almidones o sus productos de degradación; pueden poseer actividad dextrinificante o licuante, o acción glucogénica. Se usan para la fabricación de aprestos y adhesivos, en la eliminación de aprestos de fibras textiles (algodón, yute y similares) y del almidón de la crema de manzanas durante la fabricación de pectina, y en las industrias farmacéutica y alimentaria.

Las amilasas son producidas principalmente por *Mucor racemosus* (figs. 123-128), *M. rouxii*, *Rhizopus oryzae*, *Aspergillus flavus*, *A. niger* y *A. oryzae*.

Proteasas. Comprenden proteinasas y peptidasas que se utilizan en el desengomado de artículos de seda, en el pelado y curtido o preparación de cueros, en la fabricación de cola líquida, como aditivo de detergentes, como agente en la maduración de quesos, y en la industria panadera.

Estas enzimas son sintetiza-das por *Thamnidium elegans* (fig. 150), *Mortierella renispora* y *A. flavus*, primordialmente.

Pectinasas. Comprenden pectinesterasas y poligalacturonasa, ampliamente utilizadas para la clarificación de jugos de frutas, como medios auxiliares en la elaboración del zumo de uvas, en la obtención de fibras de lino y de henequén, en la industria del cuero y en otros procesos de transformación de materias naturales. Las pectinasas son producidas por *Aspergillus candidus* y otras especies de *Aspergillus*.

Otras enzimas obtenidas de mohos son las lipasas (de *A. niger* y *Saccharomycopsis lipolytica*) y las celulasas (de *Trichoderma reesii* y *T. viride*, fig. 204), incorporadas, junto con amilasas, en tabletas que se administran a pacientes con digestión deficiente; la renina, o cuajo microbiano (de *A. niger* y *A. oryzae*), que se utiliza para la precipitación de la caseína de la leche en la fabricación de quesos, y la glucosa-oxidasa (de *Penicillium chrysogenum*, figs. 699-701, y *P. purpurogenum*, fig. 590), que se utiliza, por ejemplo, para eliminar la glucosa de los huevos antes de desecados y pulverizarlos con objeto de evitar su oscurecimiento.

ALCALOIDES

Ergotamina. Este es uno de los alcaloides producidos por *Claviceps purpurea* (figs. 12-15, 311, 314-320), el hongo causante del ergot o cornezuelo del centeno y del ergotismo en el hombre y otros animales; es un compuesto de mucho valor en medicina que se emplea para inducir contracciones uterinas y vasoconstricción (esta última de utilidad para controlar hemorragias) durante el parto. La ergotamina también combate la migraña.

El hongo es cultivado en medios adecuados en donde se desarrolla un micelio seudoparenquimatoso (la obtención de esclerocios, fuente principal de los

alcaloides, no se ha logrado en cultivo artificial), a partir del cual se pueden extraer los alcaloides. No obstante, se han obtenido mejores resultados infectando el centeno en el campo para inducir la formación de los esclerocios en las espigas, aun cuando este procedimiento requiere el empleo de mano de obra especializada y costosa.

PIGMENTOS

Astaxantina. Este es un carotenoide poco usual que sintetiza una levadura imperfecta descrita recientemente, *Phaffia rhodozyma*. Actualmente, el carotenoide se está ensayando como fuente de pigmentación para los salmones y truchas criados en piscifactorías, ya que la carne de los peces criados en cautiverio es blanca y poco atractiva; la astaxantina da a la carne de trucha y de salmón su color rosado-anaranjado normal si los peces son alimentados con una fuente de este pigmento.

β-Caroteno. Este es un pigmento de color rojo violáceo, conocido como protovitamina A. Se presenta naturalmente en zanahorias y diversas verduras, en yema de huevo y aceites de peces, entre otras fuentes. Es producido por especies de *Choanephora* (por ejemplo *Ch. cucurbitarum*, figs. 157-158) y *Blakeslea*, y por especies de *Rhodotorula* (como *Rh. rubra*).

BIODETERIORO DE LOS HONGOS

Una parte importantísima de la micología industrial, que está en contraste con las muy diversas aplicaciones de los hongos para la producción de los compuestos útiles ya discutidos, la constituye el biodeterioro o biodegradación que ocasionan muchos hongos en una gran cantidad de materias primas y productos manufacturados de todos tipos, desde alimentos (fig. 703) hasta papel, fibras textiles, madera y objetos hechos de ella, y una multitud de cosas que se fabrican en escala industrial (tabla 13). Las investigaciones en este campo están encaminadas a encontrar medidas adecuadas de prevención y combate de estos hongos que deterioran productos de importancia económica, así como la utilización de hongos, aun de los que causan deterioro, en nuevos procesos industriales en los que se aprovechen sus actividades enzimáticas, de manera conocida y controlada, para la obtención de nuevos o mejores productos.